PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

44. BAND, 3. HEFT

MIT 44 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 13. OKTOBER 1954)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1954

Planta (Berl.)

Preis DM 22.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim,* oder an *Professor Dr. Otto Renner,* (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W. 1

44. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 3. Heft

Seite

Reese, G., Euploidie, Aneuploidie und B-Chromosomen bei *Caltha palustris* L. Mit 21 Textabbildungen 203

Liese, W., und I. Johann, Elektronenmikroskopische Beobachtungen über eine besondere Feinstruktur der verholzten Zellwand bei einigen Coniferen. Mit 15 Textabbildungen 269

Libbert, E., Das Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung. I. Mitteilung. Mit 8 Textabbildungen . 286

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Warenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Planta, Bd. 44, S. 203—268 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Kiel.

EUPLOIDIE, ANEUPLOIDIE UND B-CHROMOSOMEN BEI *CALTHA PALUSTRIS* L.

Von

G. Reese.

Mit 21 Textabbildungen.

(Eingegangen am 23. Mai 1954.)

I. Einleitung.

Die meisten mitteleuropäischen Ranunculaceen haben dank ihrer großen und nicht sehr zahlreichen Chromosomen schon vor Jahrzehnten das Interesse der Cytologen gefunden; so auch *Caltha palustris*, eine Art, die sich jedoch durch einen ungleich höheren Polyploidiegrad und eine stark ausgeprägte Inkonstanz der Chromosomenzahl von den übrigen abhebt. Tischler (1950) führt bereits 10 Autoren an (Literaturangaben s. bei Tischler 1950), die in mehreren Veröffentlichungen zum Teil recht unterschiedliche Chromosomenzahlen mitteilen, die keineswegs alle in euploiden Reihen unterzubringen sind und darauf schließen lassen, daß der Grad der Aneuploidie noch weitaus höher ist, als aus ihnen zunächst hervorgeht. Das bewog mich, im größeren Rahmen cytologische Untersuchungen vorzunehmen, um damit vielleicht nähere Aufschlüsse über das Wesen der Aneuploidie, zumindest bei *Caltha*, zu gewinnen. Die als Aneuploidie bezeichnete, nicht ganzzahlige Vervielfachung der Chromosomengrundzahl ist bei den Angiospermen, vorzugsweise den Monokotylen, schon häufiger beobachtet worden. Zusammenstellungen geben Stebbins (1951) und Tischler (1954). Sie kann innerhalb der Gattung oder auch der Art auftreten, ja sich sogar noch auf geringere systematische Untereinheiten erstrecken. In entwicklungsgeschichtlicher und genetischer Hinsicht, besonders auch auf die Merkmalsausprägung, wirkt sie jedoch von Fall zu Fall so unterschiedlich, daß in diesen Punkten noch keine allgemein verbindlichen endgültigen Aussagen über sie gemacht werden können.

Zu der anfänglichen Zielsetzung bei der vorliegenden Arbeit, Ausmaß und Art der Polyploidie bei *Caltha palustris* zu ergründen sowie verschiedenen, aus der Verknüpfung der Cytologie mit anderen Wissenszweigen sich ergebenden Fragen nachzugehen, gesellte sich im Laufe der Untersuchungen durch die Entdeckung der B-Chromosomen als zentrales Problem die Erforschung ihres Verhaltens, ihrer Natur und Entstehung bei dieser Art.

II. Material und Methode.

Die zur Untersuchung gelangenden Pflanzen von *Caltha palustris* L. stammten aus den verschiedensten Gebieten Mittel-, Nord- und Westeuropas. Ihre Herkünfte gehen im einzelnen aus der Tabelle 2 hervor. Sie wurden in den Jahren 1951/52 als lebende ganze Pflanzen, feucht verpackt, zum Versand gebracht[1] oder, zum kleineren Teil, vor allem aus der Umgebung von Kiel und aus Schleswig-Holstein von mir selbst gesammelt. In zwei Fällen [Bez.Nr. 94 (3) und 95 (64)] wurden zusätzlich aus Samen aufgezogene Exemplare verwandt. Sämtliche Pflanzen wurden einzeln eingetopft und unter gleichen Bedingungen im Botanischen Garten Kiel kultiviert. Zur Erzielung ausreichender Bodenfeuchtigkeit und zeitweise auch stehenden Wassers wurden die Töpfe in den schlammigen Boden eines flachen Zementbeckens bis in Randhöhe eingelassen. Darüber hinausgehende Kultivierungsmaßnahmen erübrigten sich, da die so behandelten, im Frühjahr jeweils umgetopften Pflanzen sich auch in den folgenden Jahren in Tracht und Blüte mit unveränderter Vitalität hielten. Lediglich die mit dem Eintopfen verbundene Einengung des Wurzelbereiches schien bei allen Pflanzen in etwa gleichem Maße eine verminderte vegetative Entfaltungsmöglichkeit (Wuchshöhe usw.) mit sich zu bringen, die am natürlichen Standort wohl nicht aufgetreten wäre.

Vornehmlich zur Erläuterung der Tabelle 2 sei auf folgendes hingewiesen: Die zur Kennzeichnung der Pflanzen verwandten Zahlen (Bezeichnungsnummern = Bez.Nrn.) beziehen sich in den arabischen Ziffern auf verschiedene Fundorte, in den römischen auf verschiedene Pflanzenbulte des gleichen Fundortes und Biotopes; beispielsweise wurden vom Fundort 38 (52), einer von Gräben durchzogenen Wiese bei Mölln, Pflanzen von 10 verschiedenen Bulten untersucht, die in diesem Falle bis zu 100 m voneinander entfernt standen. Um das Auffinden im Text erwähnter Bez.Nrn. in der Tabelle 2 zu erleichtern, ist jeweils hinter der Bez.Nr. in Klammern die laufende Nummer angegeben.

Sind unter einer Bez.Nr. mehrere Chromosomenzahlen vermerkt, so ist das auf die unterschiedlichen Werte der Einzelpflanzen eines Bultes [bei Bez.Nr. 94 (3) aus einer Samenlieferung] zurückzuführen. Unter den Nrn. 96 (87) und 97 (2) kann die Chromosomenzahl nur annähernd angegeben werden, weil die betreffenden Pflanzen nicht im Botanischen Garten Kiel kultiviert wurden und daher für die cytologische Untersuchung lediglich Schnittpräparate von den am Standort fixierten Wurzelspitzen zur Verfügung standen. Mit Ausnahme der Bez.Nrn. 1 (32), 19 (77), 80 (85) und 95 (64) stammen alle Pflanzen von natürlichen Standorten. Die Nrn. 68, 72, 85 und 87 fehlen, weil die dazugehörigen, zunächst in Kultur genommenen Pflanzen aus Frankreich, Spanien, den USA. und Österreich so stark durch den Postversand geschädigt waren, daß sie bereits vor Ermittlung ihrer Chromosomenzahl eingingen.

Die sofort nach Erhalt in chronologischer Reihenfolge numerierten Pflanzen sind nach der Lage ihrer Fundorte von Norden nach Süden (annäherungsweise) geordnet. Auf eine vielleicht sinnvollere Gliederung nach Unterarten und Rassen habe ich bewußt verzichtet, da meines Erachtens eine sichere Bestimmung eines Großteiles der Pflanzen nicht möglich ist (vgl. Abschn. VI, 3).

Biotopbeschreibungen werden nicht gegeben; sie würden zu uneinheitlich und lückenhaft sein und hätten zum Teil vollkommen fehlen müssen, weil die meisten Pflanzen von auswärtigen, mir persönlich nicht bekannten Standorten zugesandt wurden und Hinweise über die Lebensräume lediglich den vielfach nur spärlichen Standortangaben der Absender hätten entnommen werden können. Soweit mir

[1] All denen, die so freundlich waren, mich durch Zusendung von Pflanzenmaterial zu unterstützen, sei an dieser Stelle für ihre Mühe nochmals herzlich gedankt.

die Höhenlage der Standorte bekannt geworden ist, habe ich sie, jeweils als „etwa"-Angabe zu werten, in „m ü.d.M." eingeklammert hinter dem Fundort vermerkt. Für die einzelnen Standorte der schleswig-holsteinischen Pflanzen (durch ein SH bei den Fundortangaben gekennzeichnet), die alle unter 100 m ü.d.M. liegen, wurde die Höhenlage nicht ermittelt, da die geringen Differenzen hier ohnehin bedeutungslos sein dürften.

Zum Studium der cytologischen Verhältnisse gelangten folgende Methoden zur Anwendung:

1. Wurzelspitzen: a) Fixierung in Nawaschin (1%ige Chromsäure, Eisessig, 40%iges Formalin im Verhältnis 10:1:4), Färbung der 20 μ dicken Mikrotomschnitte mit Gentianaviolett oder fuchsinschwefliger Säure. b) Nuclealquetschmethode: Übertragung der etwa 1 cm langen Wurzelspitzen in 0,2%ige Colchicinlösung (2—3 Std), Fixierung in Alkohol-Eisessig 2:1 (30 min), Hydrolyse in n-Salzsäure bei 60° (8—12 min), Färbung in fuchsinschwefliger Säure (15—30 min), Herstellung eines Quetschpräparates in 45%iger Essigsäure.

2. Blütenknospen: Fixierung in Alkohol-Eisessig-Chloroform-Gemisch 6:3:1, Färbung der 20 μ dicken Mikrotomschnitte mit Gentianaviolett. Obwohl mit einem nichtwäßrigen Fixierungsgemisch gearbeitet wurde, gelang die Färbung ausgezeichnet. Quetschpräparate, mit Carminessigsäure oder feulgengefärbt, ergaben weniger klare Bilder.

Für die Pollenuntersuchungen dienten Dauerpräparate des bestäubungsreifen Pollens. Objektträger wurden mit Tropfen einer Einbettungsflüssigkeit beschickt, die sich aus 4 Teilen eines Alkohol-Eisessig-Chloroform-Gemisches (6:3:1), 7 Teilen Rhenohistol (Einschlußmittel) und 1 Teil einer Orcein-Stammlösung (2 g Orcein in 50 cm^3 90%iger Essigsäure) zusammensetzte. Durch sofortiges und schnelles Eintupfen von Blüten mit geöffneten Antheren in die klebrige Flüssigkeit wurde der Pollenstaub auf die Objektträger übertragen und anschließend ein Deckglas aufgelegt. Ohne daß Schrumpfungen eintraten, erfolgte damit gleichzeitig eine Fixierung, Färbung und dauerhafte Einbettung.

III. Diploide Phase.

1. Zahl und Morphologie der A- und B-Chromosomen.

Dem Betrachter der Chromosomenzahlen von *Caltha palustris*, wie sie TISCHLER (1950) nach den bis dahin bekannten Veröffentlichungen verschiedener Autoren zusammengestellt hat, bietet sich im Vergleich zu anderen Ranunculaceen ein relativ uneinheitliches Bild. Sieben verschiedene 2n-Werte werden angeführt, von denen nur drei auf die für *Caltha* vermutete Basiszahl von 8 zurückgeführt werden können. Diese Reihe wurde um vier weitere Werte durch neuere Untersuchungen LEONCINIS (1951 und 1952) bereichert, die mit der erstmaligen Auffindung einer diploiden Form aus dem Botanischen Garten in Pisa mit 2n = 16 eine weitere Stütze für b = 8 brachten. In Spalte I der Tabelle 1 sind alle mir bekanntgewordenen Diploidzahlen anderer Autoren angeführt.

Die Schwierigkeit der Chromosomenzählungen wird schon von LANGLET (1932) hervorgehoben. Er gibt an, daß die Hämatoxylinfärbung sich als ungeeignet erwies und erst nach Verwendung von Gentianaviolett die Zahlen endgültig festgelegt werden konnten. Die Hauptschwierigkeit

Tabelle 1. *Chromosomenzahlen*

I. Nach anderen Autoren		16	28	32				48	48+ff	etwa 52	
II. Nach eigenen Untersuchungen	[a			32	33	34	35				53
	b			32	32+1	32+2	32+3				53

* Zu Spalte I: Die Werte 28, 32, 48, etwa 52, 56, 58 und 60 finden sich mit den dazugehörigen Literaturangaben bei Tischler (1950). Zusätzlich beobachteten Leoncini (1951 und 1952) 16, 61, 62 und 64 und Löve (1948) 48 + ff.

Zu Spalte IIa: Die hier angeführten Zahlen sind einer eigenen vorläufigen Mitteilung (Reese 1952) entnommen. Sie sind in Klammern gesetzt, weil sie nach neueren Ergebnissen zum Teil als überholt und durch die Werte der Spalte IIb (Erläuterung s. Text) ersetzt werden müssen. Eine Zahlenangabe wie beispielsweise 32 + 2 bedeutet: 32 A-Chromosomen + 2 B-Chromosomen.

ist jedoch weniger auf färbungstechnischem Gebiet als vielmehr in der Chromosomenmorphologie und Metaphaseanordnung zu suchen. Die zum Teil mehrfach gebogenen Chromosomen sind in Länge und Centromerlage stark heteromorph, liegen verhältnismäßig dicht gedrängt in der Äquatorialebene und ragen meist mit den distalen Partien zu den Polen, so daß trotz ihrer nicht gerade geringen Größe eine Abgrenzung der einzelnen gegeneinander sehr erschwert ist. Ja in Schnittpräparaten ist es mir bei den hochpolyploiden Formen fast immer und auch häufig noch bei den tetraploiden (2n = 32) unmöglich gewesen, selbst bei geeigneter Färbung, zu absolut gesicherten Zählungen zu gelangen.

Erst die Anwendung der Nuclealquetschmethode führte zu exakten Ergebnissen. Sie brachte in Verbindung mit der Colchicinvorbehandlung einen weiteren unschätzbaren Vorteil, nämlich das Sichtbarwerden der Centromere, die in den Schnittpräparaten, wie auch Leoncini (1951) betont, kaum hervortreten. Die durch das Alkaloid mehr oder weniger kontrahierten Chromosomen liegen, in günstigen Fällen fast über den ganzen Zellraum zerstreut, isoliert voneinander und sind nicht nur gut zu zählen, sondern wegen ihrer gestreckten Form auch meßbar und zur Aufstellung von Idiogrammen geeignet. Einen Eindruck von einer solchen gequetschten Metaphase vermittelt Abb. 1. Die Chromosomen liegen meist in verschiedenen Ebenen, so daß auf die photographische Wiedergabe von „Quetschmetaphasen", bei denen sie optimal ausgebreitet sind, verzichtet werden muß.

In Tabelle 2 sind die Herkünfte der Pflanzen und ihre Chromosomenzahlen zusammengestellt. Eines der bedeutsamsten Ergebnisse der cytologischen Untersuchungen ist der Nachweis von B-Chromosomen bei allen Polyploidiestufen. Die Identifizierung der fraglichen Chromatin-

(2n) *von Caltha palustris* L.*

		56		58		60	61	62		64	
54	55	56	57	58	59	60	61	62	63		65]
53+1	55 54+1	56	57 56+1	58 57+1 56+2	59 58+1 56+3	60 59+1 56+4	60+1 56+5	61+1	60+3		59+6

stücke als B-Chromosomen erwies sich nach somatischen Teilungsstadien als außerordentlich schwierig. Bereits in einer vorläufigen Mit-

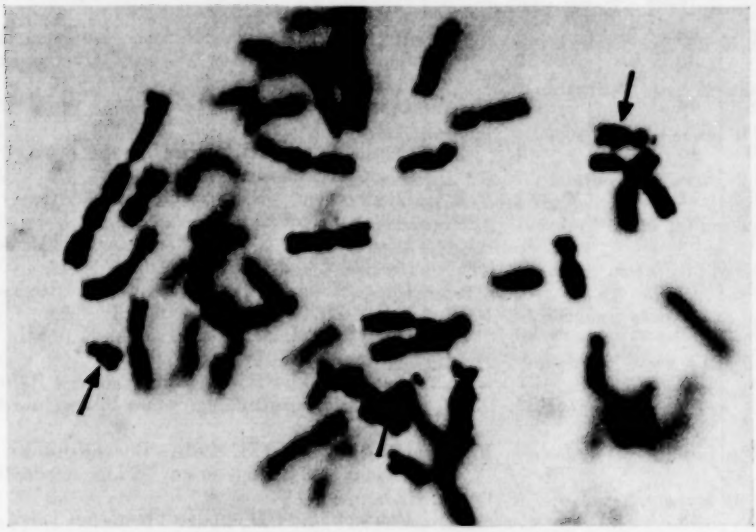


Abb. 1. Metaphase (Nuclealquetschmethode) aus der Wurzelspitze [Bez.Nr. 38, III (52) 2n = 56] mit SAT-Chromosomen (durch Pfeile gekennzeichnet). Vergr. 2400 ×.

teilung (Reese 1952) wurde auf den möglichen B-Chromosomen-Charakter dieser Gebilde hingewiesen, ohne daß jedoch seinerzeit eine endgültige Entscheidung getroffen werden konnte; in der darin veröffentlichten Zusammenstellung der Diploidzahlen wurden die B-Chromosomen als solche nicht berücksichtigt, sondern zusammen mit den regulären Chromosomen zu einem Wert vereinigt (vgl. Tabelle 1, Spalte IIa). In der Folgezeit aber gelang es, letzten Endes erst an Hand meiotischer Präparate, in allen Fällen, in denen somatisch zusätzliche Chromosomen zu vermuten waren, sie mit Bestimmtheit als B-Chromosomen nachzuweisen.

Die Gründe für die Schwierigkeit der Identifizierung von B-Chromosomen in Somazellen sind vielfältiger Natur. Von ausschlaggebender

Tabelle 2. *Herkünfte und Chromosomenzahlen.*
Zur Erläuterung der Tabelle vgl. „Material und Methode".

Lfd. Nr.	Bez.Nr.	Chromosomenzahl (2n)	Fundort
1	82	59	Schweden, Torne-Lappmark, Katterjokk an der schwedisch-norwegischen Grenze, etwa 15 km südöstl. Narvik (530)
2	97	etwa 56 + ff	Norwegen, Lofoten, Kabelvåg auf Öst-Vaagö (8)
3	94	53, 54 + 1, 55	Island, Mosfellssveit, etwa 20 km östl. Reykjavik
4	81	56	Schottland, Kirkliston, etwa 15 km westl. Edinburgh
5	89	32	Schweden, Provinz Skåne, Bosjökloster am Ringsjö
6	88	32	Schweden, Provinz Skåne, Kungsmarken
7	90	32	Schweden, Provinz Skåne, Övedssocken, Tulesbo
8	46	32	Deutschland SH, Westerholz, etwa 15 km östl. Flensburg
9	45	32	Deutschland SH, Dollerupholz, etwa 18 km östl. Flensburg
10	71	32 + 1	Deutschland SH, zwischen Achtrup und Gaarde, etwa 4 km östl. Leck
11	69	32	Deutschland SH, Nordfriesland, Kornkoog, etwa 2 km südl. Niebüll
12	70	32	Deutschland SH, Nordfriesland, Stedesand, etwa 9 km südöstl. Niebüll
13	77	56	Deutschland SH, Nordfriesland, nördl. Wrixum auf Föhr
14	29, I	32	Deutschland SH, Bystedt-Wald bei Rabel an der Schleimündung, etwa 32 km nordöstl. Schleswig
	II	32	
15	30	32	Deutschland SH, südl. Buckhagen an der Schleimündung, etwa 32 km nordöstl. Schleswig
16	28	32	Deutschland SH, an der Treene bei Tarp, etwa 13 km südl. Flensburg
17	15	56	Deutschland SH, Hostruper Au bei Torsballig, etwa 15 km südl. Flensburg
18	16, I	32	Deutschland SH, an der Oxbek bei Boelschuby etwa 14 km nordöstl. Schleswig
	II	32	
19	52	56	Deutschland SH, Gemarkung Löwenstedt, etwa 13 km nordöstl. Husum
20	54	56 + 1	Deutschland SH, Gemarkung Löwenstedt, etwa 13 km nordöstl. Husum
21	53	32	Deutschland SH, Gemarkung Löwenstedt, etwa 13 km nordöstl. Husum
22	66	32	Deutschland SH, Fuhlensee auf Fehmarn
23	98	32	Deutschland SH, Hagener Au bei Neustein an der Kieler Förde
24	26	56	Deutschland SH, östl. Schwabstedt, etwa 13 km südöstl. Husum
25	17	32 + 2, 32 + 3	Deutschland SH, Bistensee, etwa 9 km nördl. Rendsburg
26	27	32	Deutschland SH, östl. Schwabstedt, etwa 13 km südöstl. Husum

Tabelle 2. (Fortsetzung.)

Lfd. Nr.	Bez.Nr.	Chromosomenzahl (2n)	Fundort
27	37, I	32	Deutschland SH, Kitzeberg bei Kiel
	II	32	
	III	32	
	IV	32	
28	18	56	Deutschland SH, Alt-Duvenstedt, etwa 6 km nördl. Rendsburg
29	43	32	Deutschland SH, Schinkel, etwa 10 km westl. Kiel
30	44	32	Deutschland SH, Schinkel, etwa 10 km westl. Kiel
31	65, I	32 + 3	Deutschland SH, Ellerbek bei Kiel
	II	32 + 3	
32	1, I	32	Deutschland SH, Botanischer Garten Kiel
	II	32	
33	92	32	Deutschland SH, Eiderwiesen bei Meimersdorf, südl. Kiel
34	25, I	32	Deutschland SH, Rothenhahn, etwa 9 km südl. Kiel
	II	32	
35	20, I	32	Deutschland SH, Westermühlen, etwa 9 km südwestl. Rendsburg
	II	32	
36	93	32	Deutschland SH, Wrohm, etwa 20 km südwestl. Rendsburg
37	21, I	56 + 1, 56 + 2	Deutschland SH, Wrohm, etwa 20 km südwestl. Rendsburg
	II	59	
38	55	56, 56 + 1	Deutschland SH, Süderholm, etwa 4 km östl. Heide
39	56	56 + 2	Deutschland SH, Süderholm, etwa 4 km östl. Heide
40	24	32	Deutschland SH, Dätgen, etwa 18 km südwestl. Kiel
41	22, I	56	Deutschland SH, Gokels, etwa 22 km nördl. Itzehoe
	II	56	
42	33	32	Deutschland SH, Mehlbeker Au, etwa 10 km nordwestl. Itzehoe
43	23, I	56, 57	Deutschland SH, Oesau, etwa 6 km nordöstl. Itzehoe
	II	56 + 5	
	III	55	
44	58	32	Deutschland SH, Segeberger See, etwa 27 km südöstl. Neumünster
45	36, I	32	Deutschland SH, Schellbruch, etwa 3 km nordöstl. Lübeck
	II	32	
	III	32	
	IV	32	
46	62	32	Deutschland SH, Krempermoor, etwa 5 km südwestl. Itzehoe
47	73	32	Deutschland zwischen Arensch und Berensch, etwa 10 km südwestl. Cuxhaven
48	39	32	Deutschland SH, Kisdorferwohld, etwa 30 km nördl. Hamburg
49	63	32	Deutschland SH, Störmündung, etwa 4 km nördl. Glückstadt
50	13	32	Deutschland SH, Grönauer Baum bei Lübeck
51	14	32	Deutschland SH, Ratzeburger See, etwa 22 km südl. Lübeck

Tabelle 2. (Fortsetzung.)

Lfd. Nr.	Bez.Nr.	Chromosomenzahl (2n)	Fundort
52	38, I	55	Deutschland SH, Westseite der Riemau bei Mölln, etwa 27 km südl. Lübeck
	II	56, 56 + 4	
	III	56	
	IV	56	
	V	55	
	VI	56	
	VII	57 + 1	
	VIII	56 + 1	
	IX	57	
	X	56 + 1	
53	60, I	56 + 2, 56 + 3	Deutschland, Königsmoor bei Embsen, etwa 15 km östl. Bremen
	II	56 + 1	
54	61	32	Deutschland, Syke, etwa 18 km südl. Bremen
55	59	56	Irland, Brittas, etwa 17 km südwestl. Dublin
56	74	56	Irland, Brittas Bay zwischen Arklow und Wicklow, etwa 50 km südl. Dublin
57	67	32	Deutschland, Hasede, etwa 7 km nordwestl. Hildesheim
58	79, I	32	Deutschland, Denkershäuser Teich bei Northeim, etwa 20 km nördl. Göttingen
	II	32	
59	76	32	Deutschland, Berlin-Hirschgarten, an der Erpe
60	75, I	32 + 1	Deutschland, Seeburger See, etwa 15 km östl. Göttingen
	II	32	
61	57	57	Niederlande, Gemeinde Wageningen, Provinz Gelderland
62	78	32	Deutschland, Deilbachtal zwischen Wuppertal-Barmen und Langenberg (200)
63	31, I	32	Deutschland, Düren, etwa 25 km östl. Aachen (135)
	II	32	
64	95	32	Deutschland, Botanischer Garten Bonn
65	32, I	32	Deutschland, Mucherwiesental im Siebengebirge östl. Honnef, etwa 12 km südöstl. Bonn (180)
	II	32 + 1	
	III	32	
66	3, I	32	Deutschland, Hillscheid im Westerwald, etwa 10 km nordöstl. Koblenz (280)
	II	32	
	III	32	
67	12	56	Deutschland, Limburger Berge bei Herlebach, nordwestl. Frankfurt a. M. (420)
68	47	56	Deutschland, am Kochen bei Michelbach, etwa 20 km nordwestl. Wiesbaden (300)
69	4, I	32	Deutschland, Stadtwald am Königsbrünnchen bei Frankfurt a. M. (110)
	II	32	
70	11, I	32	Deutschland, Lorsbacher Tal bei Hofheim am Taunus, etwa 15 km westl. Frankfurt a. M. (130)
	II	32	
71	8, I	56	Deutschland, Südwesthang des Ernsttals im Odenwald, etwa 50 km östl. Mannheim (540)
	II	56	
72	48	60	Deutschland, Grenzbachtal, westl. Mönsheim, etwa 25 km westl. Stuttgart
73	49	56	Deutschland, Warmbronn westl. Stuttgart
74	50	58	Deutschland, Grenzbach westl. Mönsheim, etwa 25 km westl. Stuttgart

Tabelle 2. (Fortsetzung.)

Lfd. Nr.	Bez.Nr.	Chromosomenzahl (2n)	Fundort
75	51	58	Deutschland, Wurmtal nördl. Weil der Stadt, etwa 20 km westl. Stuttgart
76	9, I	57	Deutschland, Ramsbachtal bei Stuttgart-Hohenheim (400)
	II	56	
77	19	56	Deutschland, Botanischer Garten München
78	34, I	59 + 6	Österreich, Gütenbachtal im Wiener Wald, südl. vom Lainzer Tiergarten bei Wien-Mauer (280)
	II	58 + 1	
	III	57	
	IV	57	
	V	59	
	VI	59	
	VII	59 + 1	
79	5	57	Deutschland, Salzburger Alpen, Lugererweiher bei Bad Reichenhall
80	6	56	Deutschland, Salzburger Alpen, Hosewaschbach bei Bad Reichenhall
81	7	57	Deutschland, Salzburger Alpen, Unterjettenberg bei Bad Reichenhall
82	91	32	Österreich, Ostufer des Neusiedler Sees zwischen Weiden und Podersdorf
83	83, I	60	Österreich, Niederösterreich, Biologische Station Lunz (620)
	II	60	
84	84, I	61 + 1	Österreich, Steiermark, Hechtensee bei Mariazell (870)
	II	60 + 1	
	III	60 + 1	
85	80	59	Österreich, Botanischer Garten Innsbruck
86	2	60	Schweiz, Solothurner Jura, Lüsseltal bei Beinwil, etwa 20 km südl. Basel (560)
87	10	60	Schweiz, Berner Jura, Bergmattenhof an der Südseite des Blauen, etwa 20 km südl. Basel (570)
88	96	etwa 58	Österreich, Rhätische Alpen, Fervall-Gruppe, Niederelbehütte (1800)
89	41	60 + 3	Schweiz, an der Aare bei Bern (500)
90	42, I	60	Schweiz, Berner-Oberland, Scharnachtal im Kiental (1000)
	II	60	
91	64	32	Frankreich, Haute Savoie, zwischen La Giettaz und dem Col des Aravis (1450)
92	86	32	Jugoslawien, Neusatz
93	40	32	Frankreich, zwischen Eybens und Tavernolles südl. Grenoble, Dep. Isère (300)
94	35	32 + 2,32 + 3	Frankreich, am Furon bei Grenoble, Dep. Isère.

Bedeutung ist zunächst die schon erwähnte Heteromorphie der Chromosomen. Die längsten sind etwa dreimal so lang wie die kürzesten, und die B-Chromosomen lassen sich zwanglos in die Reihe abnehmender Chromosomengrößen als Endglied einordnen, ohne sich dabei von den kürzesten regulären Chromosomen in der Länge sonderlich abzuheben. Es bedarf schon größerer karyologischer Erfahrungen mit *Caltha*, ehe dem Beobachter die zusätzlichen Chromosomen überhaupt als etwas

Andersartiges auffallen. Eine weitere Schwierigkeit liegt darin, daß das Kriterium „Centromer terminal oder interbrachial" nur in seltenen Fällen bei allen Chromosomen einer Quetschplatte zu entscheiden ist. Und das scheint mir einer der grundlegenden Punkte zu sein, wenn man bei *Caltha* die B-Chromosomen von den regulären abtrennen will. Denn während die letztgenannten nur interbrachiale Centromere besitzen, sind die B-Chromosomen stets telozentrisch. Meine anfängliche Annahme, das Centromer fehle ihnen, mußte ich später revidieren, da sie in einigen Fällen in Quetschpräparaten nach Colchicinvorbehandlung Strukturen zeigten, wie sie in Abb. 2 unter a) dargestellt sind. An der Realität dieser Strukturen ist nicht zu zweifeln, wenn auch die terminal gelegenen feulgenpositiven Pünktchen so winzig sind, daß sie bereits an der Grenze des mikroskopischen Auflösungsvermögens liegen und sich daher und auch aus Lagegründen meistens der Beobachtung entziehen. Wenn es sich bei ihnen, was ich für sehr wahrscheinlich halte, um Centromerchromomeren (Kinosomen) handelt, wären das Vorhandensein eines Centromers und seine terminale Lage sichergestellt. Auch aus indirekten Gründen muß den B-Chromosomen ein Centromer zuerkannt werden, denn ihr Mitoseverhalten entspricht dem der übrigen Chromosomen; von centromerlosen Chromosomenfragmenten sind dagegen keine geordneten Bewegungen während der Teilung zu erwarten. Der Äquationsspalt ist bei den colchicinkontrahierten, fast quadratisch erscheinenden B-Chromosomen oft klar erkennbar.

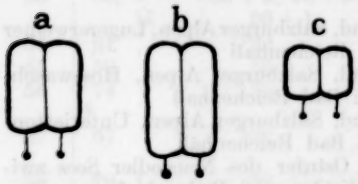


Abb. 2. Halbschematische Darstellung der 3 B-Chromosomen-Typen.

Wie aus Abb. 2 hervorgeht, ist die Morphologie der B-Chromosomen nicht einheitlich. Es wurden mindestens 3 verschiedene Typen beobachtet, die zwar in ihrer Kleinheit gegenüber den regulären Chromosomen und in dem terminalen Centromer übereinstimmen, aber untereinander doch beträchtliche Größendifferenzen aufweisen. Der bei weitem am häufigsten beobachtete, unter *a* abgebildete Typ wurde schon oben geschildert. Der Typ *b* fand sich nur bei den Pflanzen der Bez.-Nr. 60, I (53); er ist etwas länger als *a*, wodurch in der Größe eine weitgehende Übereinstimmung mit den kürzesten regulären Chromosomen besteht, und zeichnet sich durch deutlicher hervortretende und infolgedessen auch häufiger zu beobachtende Centromerchromomeren aus. Der Typ *c* ist extrem klein und etwa von halber Länge wie *a*; bei ihm wurden Kinosomen bisher nicht gefunden, doch ist es wohl aus Analogieschlüssen berechtigt, auch hier gleiche Strukturen wie bei *a* und *b* anzunehmen. Typ *c* kommt bei Pflanzen der Bez.Nr. 23, II (43) und 94 (3) vor, und zwar sind von den angegebenen 5 B-Chromosomen bei

23, II 4 zum Typ *a* zu rechnen, 1 zu *c*. Das ist der einzige Fall, in dem ich eine Kombination verschiedener B-Chromosomentypen innerhalb einer Pflanze fand. Es sei jedoch betont, daß die Herausstellung weiterer Typen von B-Chromosomen wohl nur an technischen Unzulänglichkeiten scheitert; so dürfte sich voraussichtlich unter dem Typ *a* eine ganze Reihe morphologisch zwar kaum unterscheidbarer, genetisch aber ungleichwertiger Chromosomen verbergen.

Die Abgrenzung der B- von den regulären Chromosomen wird weiterhin erschwert durch die bei beiden gleiche Chromatizität. Sowohl die A- wie auch die B-Chromosomen sind in ganzer Länge euchromatisch; Chromozentren treten bei *Caltha* nicht auf. Die Euchromasie der zusätzlichen Chromosomen bei dieser Art stellt zwar kein Novum dar, ist aber doch im Vergleich mit anderen Species, bei denen die B-Chromosomen meistens heterochromatisch zu sein pflegen, relativ selten. Soweit mir bekannt, stimmen lediglich die zusätzlichen Chromosomen von einigen *Godetia*-Arten (Håkansson 1949) und *Clarkia elegans* (Lewis 1951) in ihrer Chromatizität mit denen von *Caltha* überein. Die des Roggens, *Secale cereale*, sollen nach neueren Erkenntnissen (Lima-de-Faria 1952) eine Mittelstellung zwischen eu- und heterochromatischen B-Chromosomen einnehmen.

Tabelle 3. *Als Ausnahmen beobachtete Fälle von Inkonstanz der Chromosomenzahl innerhalb einer Pflanze.*

Bez.Nr.	2n	
	normal	Ausnahme
38, II (58)	56 + 4	56 + 3 (mehrfach)
40 (93)	32	34 (32 + 2 ?) (1 Zelle)
64 (91)	32	33 (32 + 1 ?) (1 Zelle)
94 (3)	53	53 + 1 (2 Zellen)

Ihre Anzahl wechselt bei dem von mir untersuchten Pflanzenmaterial von 0—6; sie ist ebenso wie die der regulären Chromosomen, sowohl bei gerad- wie bei ungeradzahligen Werten, innerhalb aller Zellen einer Pflanze konstant. Sämtliche in Tabelle 2 angegebenen Diploidzahlen sind durch mehrfache Zählungen gesichert. Um speziell auch bei mehreren B-Chromosomen die Zahlenkonstanz nachzuweisen, wurden bei einer Pflanze der Bez.Nr. 17 (25) mit 32+3 30 Metaphasen aus 10 verschiedenen Wurzelspitzen gezählt und für alle gleichlautende Ergebnisse erhalten. Das schließt allerdings nicht aus, daß in seltenen Fällen doch Abweichungen vorkommen können, die aber nur als die Regel bestätigende Ausnahmen zu werten sein dürften. So seien in der Tabelle 3 einige Beispiele hierfür angeführt. Die Schwankungen in der Chromosomenzahl betreffen offenbar nur die B-Chromosomen. Sie werden verständlich, wenn man berücksichtigt, wie noch in Abschn. IV näher auszuführen sein wird, daß sich die B-Chromosomen während der Reduktionsteilung völlig anomal verhalten. Es wäre unbillig, wollte man nicht auch in der Mitose gelegentliche Unregelmäßigkeiten

zugestehen. Daß sie sich in der Regel wie die A-Chromosomen nach Längsspaltung auf die Pole verteilen, bleibt hiervon unberührt.

Eine andersartige Inkonstanz der Chromosomenzahl ist die gelegentlich vorgefundene Polysomatie, eine im Pflanzenreich weit verbreitete Erscheinung. D'Amato (1952) gibt eine tabellarische Zusammenfassung der bisher beobachteten Fälle, denen Tschermak-Woess u. Dolezal (1953) noch eine Reihe weiterer aus Dauergeweben der Wurzel hinzufügen. Von *Caltha palustris* ist Polysomatie nur für die Antipoden durch die Untersuchungen Grafls (1941) bekannt. Für die Wurzelgewebe geben Tschermak-Woess u. Dolezal ausdrücklich an, daß im Gegensatz zu anderen Ranunculaceen hier keine Kernteilungen endopolyploidisierter Zellen gefunden wurden. Demgegenüber konnte ich mehrfach

Tabelle 4. *Zusammenstellung der bei Caltha beobachteten Fälle von Polysomatie in der Wurzelspitze.*

Bez.Nr.	2n (Valenzstufe)	Endopolyploidisierte Zellen	
		Gewebe	Valenzstufe
38, II (52)	56 + 4 (7 x)	Dermatogen	14 x
45 (9)	32 (4 x)	Periblem	8 x
61 (54)	32 (4 x)	Periblem	8 x
65, I (31)	32 + 3 (4 x)	Periblem	8 x
7 (81)	57 (etwa 7 x)	Streckungszone[1]	28 x (?)

[1] Da es sich um ein Quetschpräparat handelte, waren die betreffenden Zellen nicht sicher zu lokalisieren.

mixoploide Wurzelspitzen feststellen, bei denen die Endopolyploidisierung Zellen des Periblems und auch des Dermatogens betroffen hatte. Die Entstehungsursachen hierfür seien dahingestellt; voraussichtlich dürften endomitotische Vorgänge entscheidend gewesen sein. Gepaart liegende Schwesterchromosomen oder Diplochromosomen wurden jedoch nicht mit Sicherheit erkannt. Grafl konnte zeigen, daß bei Antipodenkernen die Verdoppelung der Chromosomenzahl durch das Verschmelzen der Spindeln von den beiden primär entstandenen, synchron sich teilenden haploiden Kernen zustande kommt. Die von mir beobachteten Vervielfachungen der Chromosomenzahl (Tabelle 4) betreffen sowohl tetraploide wie auch hochpolyploide alte Pflanzen und gelten jeweils nur für eine oder wenige Zellen des angegebenen Gewebes. Die Valenzstufe kann nur annäherungsweise mitgeteilt werden, da exakte Chromosomenzählungen nicht möglich waren. Aus den Mikroaufnahmen (Abb. 3) wird die mit der Erhöhung der Chromosomenzahl parallel gehende Vergrößerung des Zellumens ersichtlich. Die Chromosomengröße blieb in allen Fällen annähernd gleich.

In der Tabelle 2 sind die 2n-Werte von A-Chromosomen, wenn für jede Bez.Nr. mit Ausnahme von 23, I (43) und 94 (3) nur ein Wert zugrunde gelegt wird, in der aus Tabelle 5 ersichtlichen prozentualen Häufigkeit vertreten. Damit werden selbstverständlich nur die von mir im

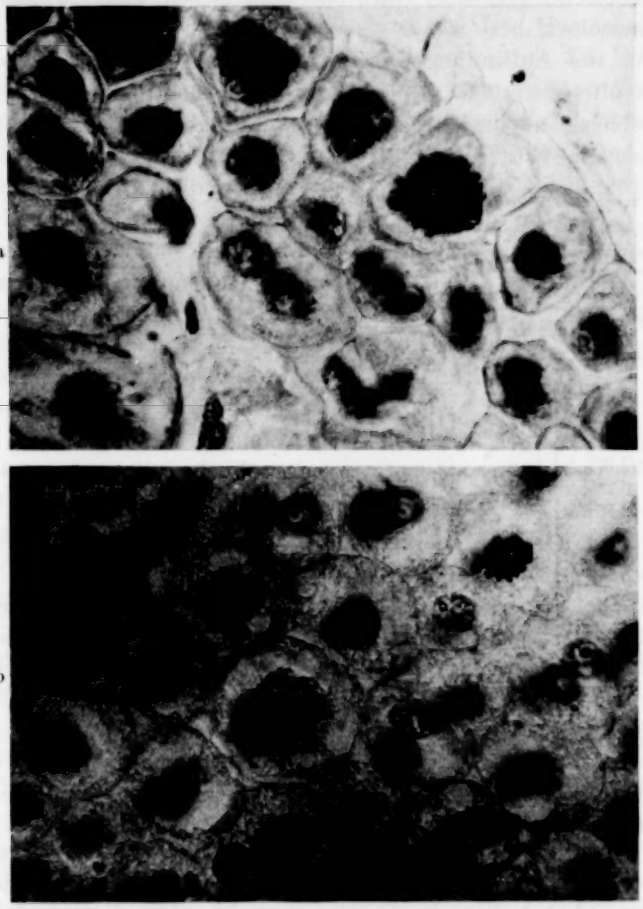


Abb. 3a u. b. Polysomatie in der Wurzelspitze. a Metaphase aus dem Dermatogen [Bez.Nr. 38, II (52), 2n = 56 + 4], b Prophase aus dem Periblem [Bez.Nr. 45 (9), 2n = 32]. Vergr. 570×.

Botanischen Garten Kiel kultivierten Pflanzen erfaßt, aber keine echten Durchschnittswerte für die allgemeine Häufigkeit der einen oder anderen Zahl bei *Caltha* gegeben. Eines jedoch kann ohne Bedenken aus den angeführten Prozentsätzen entnommen werden: Die häufigsten in Europa vertretenen Diploidzahlen sind 32 und 56. Alle anderen Werte haben nur wenig Bedeutung, abgesehen allerdings von 60, der wahrscheinlich als ein drittes Häufungszentrum von der Gruppe um 56 abzu-

trennen ist. Fernerhin ergibt sich als wichtiges Ergebnis, daß B-Chromosomen bei den Hochpolyploiden sehr viel häufiger sind als bei den Tetraploiden, und zwar, prozentual betrachtet, um das 2—3fache. Diese Beobachtung ist bedeutsam für die weiter unten behandelten theoretischen Vorstellungen über ihre ontogenetischen Beziehungen zu den A-Chromosomen bei *Caltha*.

Durch die Auffindung der B-Chromosomen war die in einer vorläufigen Mitteilung (Reese 1952) veröffentlichte Liste der Chromosomenzahlen (Tabelle 1, Spalte IIa) so zu ändern, wie es in Spalte IIb geschehen ist. Ein Teil der alten Werte mußte durch neue, kombiniert aus A- und B-Chromosomen, ersetzt werden. Bei 33, 34 und 35 beispielsweise hat es sich nicht um echte aneuploide Zahlen gehandelt, sondern man kann wohl sagen, um eine Pseudoaneuploidie, vorgetäuscht durch die schwierige Unterscheidbarkeit von A- und B-Chromosomen. Das primäre Ergebnis einer hochgradigen Aneuploidie innerhalb der Art aber bleibt trotzdem gewahrt. Weiterhin ergibt sich die Tatsache, daß manche der alten Werte auf ganz verschiedene Weise zustande kommen können; so kann sich, um nur eine Zahl herauszugreifen, 60 zusammensetzen aus 56 A- + 4 B-, 59 A- + 1 B- oder 60 A-Chromosomen. Natürlich sind damit die Kombinationsmöglichkeiten nicht erschöpft; es würde nur eine Frage des Fleißes sein, noch weitere zu entdecken.

Tabelle 5. *Prozentuale Häufigkeit der 2n-Werte (A-Chromosomen) bei dem untersuchten Pflanzenmaterial.*

2n	Prozentuale Häufigkeit	
32	51,4%	Tetraploide = 51,4%
53	0,7%	Hochpolyploide[1] = 48,6%
54	0,7%	
55	2,8%	
56	22,9%	
57	6,2%	
58	2,8%	
59	4,9%	
60	6,9%	
61	0,7%	

[1] Auch im weiteren Verlauf der Arbeit sind unter dem Sammelbegriff der Hochpolyploiden in Gegenüberstellung zu den Tetraploiden alle Formen mit 2n Werten zwischen 53 und 61 zu verstehen.

Auf die ausgeprägte Heteromorphie der regulären Chromosomen wurde bereits hingewiesen. Wie auch aus dem schematisierten Idiogramm (Abb. 5) ersichtlich, liegt das Centromer meist submedian, doch kommen daneben auch iso- und fast cephalobrachiale Chromosomen vor. Sekundäre Einschnürungen ließen sich nicht feststellen. SAT-Chromosomen wurden in Verbindung mit allen Diploidwerten beobachtet; sie gehören meistens zu den kurzen cephalobrachialen Chromosomen. Bei hochpolyploiden Pflanzen konnten außerdem noch mittelgroße Typen als SAT-Chromosomen identifiziert werden, wie aus Abb. 1 hervorgeht. Leider sind die Trabanten so klein, daß sie nur bei günstiger Lage erkannt werden und die genaue Anzahl der SAT-Chromosomen daher kaum zu bestimmen ist, es sei denn annäherungsweise über die Nucleolen,

deren Häufigkeit den Genomen entsprechend bei den einzelnen Pflanzen schwankt.

Die Chromosomengrößen sind bei allen von mir untersuchten Pflanzen annähernd gleich. Das betonte schon LANGLET (1932) für tetra- und hochpolyploide Pflanzen, und auch LEONCINI (1951) scheint der gleichen Ansicht zu sein, wenn man aus ihren Zeichnungen der „Quetschplatten" und der Idiogramme auch Gegenteiliges entnehmen kann. Die Erhöhung der Chromosomenzahl hat bei *Caltha* demnach nicht zu einer Abnahme der Chromosomengröße geführt, wie es sonst häufig bei den natürlichen Polyploiden vorkommt. In der Regel dürfte die ursprüngliche Chromosomengröße kurz nach der Polyploidisierung noch erhalten sein, dann

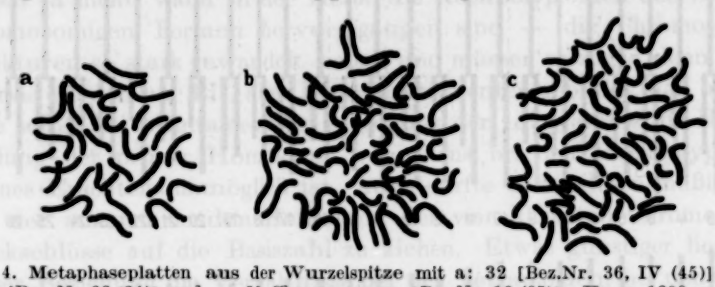


Abb. 4. Metaphaseplatten aus der Wurzelspitze mit a: 32 [Bez.Nr. 36, IV (45)]; b: 56 [Bez.Nr. 26 (24)] und c: 60 Chromosomen [Bez.Nr. 10 (87)]. Vergr. 1600 ×.

aber im Laufe der phylogenetischen Entwicklung herabreguliert werden. Eine sofort mit Erhöhung der Zahl sich manifestierende geringere Größe der Chromosomen, wie sie neuerdings JUHL (1953) für mixoploide Wurzeln von *Lolium perenne* beschreibt, muß zu den Ausnahmen gerechnet werden. Abb. 4 gibt eine Vorstellung von den Chromosomengrößen, vergleichend zwischen Pflanzen mit 32, 56 und 60 somatischen Chromosomen.

Unterschiedliche Chromosomengrößen in ein und derselben Wurzelspitze — so sah ich gelegentlich unmittelbar am Wurzelvegetationspunkt Chromosomen, die mit ihrer kurzen und gedrungenen Form erheblich von den weiter oberhalb wie üblich langen und gebogenen Chromosomen abwichen — dürften auf lokal begrenzte, abnorme stoffwechselphysiologische Gegebenheiten (TISCHLER 1943) zurückzuführen sein. Warum bei manchen Pflanzen die metaphasische Chromosomenanordnung, und zwar bei allen Platten, so klar und übersichtlich ist, daß Zählungen auch in Schnittpräparaten keine Schwierigkeiten bereiten, während bei anderen mit gleicher Chromosomenzahl einwandfrei zählbare Metaphasenstadien stets fehlen, ist unklar. Man wird hier an genetisch gesteuerte Vorgänge denken müssen.

2. Idiogramme und ihre Verwertbarkeit.

Fragt man nach den Entstehungsursachen der bei *Caltha* so hochgradigen Dysploidie — es sind zur Zeit insgesamt etwa 16 verschiedene

2n-Werte (A-Chromosomen) bekannt —, so ist es naheliegend, aus der Aufstellung von Idiogrammen nähere Einblicke zu erhoffen, zumal, wie schon hervorgehoben wurde, die colchicinverkürzten und gestreckten Chromosomen sich verhältnismäßig gut vermessen lassen. Derartige Hoffnungen erwiesen sich jedoch als unberechtigt. Man kann zwar mit Hilfe des Zeichenapparates bei etwa 2700facher Vergrößerung auch bei

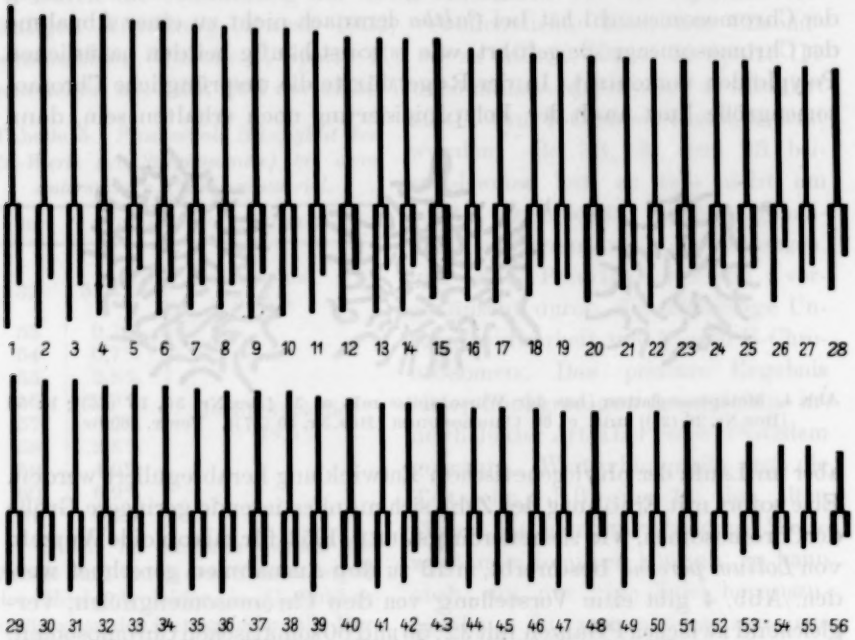


Abb. 5. Schematisiertes Idiogramm (Nuclealquetschmethode) einer Pflanze mit 2n = 56 [Bez.Nr. 6 (80)] Nach oben: Gesamtlänge; nach unten: langer und kurzer Chromosomenarm. Geordnet nach der Gesamtlänge.

den hochpolyploiden Formen Idiogramme zusammenstellen, die von der vermessungstechnischen Seite her gesehen, an Genauigkeit nichts zu wünschen übriglassen; ihre Auswertung aber stößt auf größte Schwierigkeiten. Wie aus Abb. 5, dem schematisierten Idiogramm einer 56chromosomigen Pflanze, ersichtlich, liegt bei *Caltha* — und das gilt ebenso, wenn auch weniger ausgeprägt, für die Tetraploiden — eine Reihe kontinuierlich ineinander übergehender Chromosomengrößen vor, die selbst die Homologisierung von nur 2 Chromosomen unsicher erscheinen läßt, ganz zu schweigen von den 7, die unter der Annahme einer Basiszahl von 8 bei einer Heptaploiden vielleicht vorhanden sein könnten. Ob man beispielsweise das Chromosom 47 (Abb. 5) mit dem Chromosom 48 oder vielleicht irgendeinem anderen von 44—49 gleichsetzt, das bleibt völlig der subjektiven Einstellung überlassen; eine objektive Auswertung

ist nicht möglich. Deshalb erübrigt es sich auch, die verschiedenen Idiogramme von allen Chromosomenrassen gesondert abzubilden und zu besprechen.

Die einzigen Chromosomen, die sich bei dem in Abb. 5 wiedergegebenen und auch bei anderen Idiogrammen heptaploider Pflanzen, in Form und Größe etwa übereinstimmend, aus der Masse der übrigen herausheben, sind die 4 kleinsten. Wahrscheinlich wird man sie als Homologe bezeichnen können, zumindest als ursprünglich, d. h. im Zeitpunkt der Entstehung der Hochpolyploiden homolog gewesene. Danach aber können sich — vielleicht im Laufe der Jahrtausende; wir wissen ja nicht, wann in der Natur die Hochpolyploiden aus weniger-chromosomigen Formen hervorgegangen sind — die Chromosomenstrukturen so stark gewandelt haben und müssen es sogar, denn in der Meiosis werden nur Bi-, aber keine Multivalenten gebildet, daß heutzutage selbst bei phantasievoller Auslegung der Idiogramme die Herausstellung der primär Homologen wenigstens bei den Hochpolyploiden meines Erachtens unmöglich ist. Auch dürfte es bei ihnen müßig sein, aus der anzunehmenden Homologie der vier kleinsten Chromosomen Rückschlüsse auf die Basiszahl zu ziehen. Etwas günstiger liegen in dieser Beziehung die Verhältnisse bei den Tetraploiden, bei denen eine Gruppierung der 32 somatischen Chromosomen in 8×4 Homologe als Stütze für $b = 8$ annehmbar erscheint.

Die mit der Auswertung verbundene Unsicherheit zeigt auch ein Vergleich der von LEWITZKY (1931) und LEONCINI (1951) aufgestellten Idiogramme tetraploider Pflanzen. Ihre Maßangaben sind sehr unterschiedlich und kaum auf einen Nenner zu bringen, selbst wenn man Meßungenauigkeiten zugute hält. Es sei allerdings dahingestellt, ob in diesem Fall nicht vielleicht strukturell abweichende Tetraploidrassen untersucht wurden. Andererseits ist zu bedenken, daß die beiden Forscher methodisch unterschiedlich arbeiteten. Vor Verwendung des Colchicins als verkürzenden und streckenden Agens wurden im allgemeinen Schnittpräparate zur Vermessung der Chromosomen benutzt. Gerade bei sehr großen und gewundenen Chromosomen, die sich nicht in ganzer Länge in die Äquatorialebene einordnen, wird aber eine Messung der vertikal zur Blickebene liegenden Chromosomenteile stark erschwert. Mit der Colchicinvorbehandlung, die schon O MARA (1939) als günstig für Chromosomenstudien empfiehlt, wird zwar eine Kontraktion und Streckung der Chromosomen erreicht, ihre Anordnung zu einer Metaphaseplatte jedoch gehemmt, so daß an Stelle der Schnitt- jetzt Quetschpräparate treten müssen. Diese Methode setzt aber, wenn sie zu exakten Messungen dienen soll, zweierlei voraus: erstens einmal muß die kontrahierende Wirkung des Colchicins auf alle Chromosomen gleich stark sein, eine Forderung, deren Erfüllung wohl im allgemeinen als selbstverständlich angesehen wird, meines Wissens aber bisher noch nicht bewiesen worden ist, und zweitens muß der beim Quetschen ausgeübte Druck auf alle Chromosomen in gleicher Stärke wirken. Ist das nicht der Fall, so werden sie unterschiedlich gedehnt, ja können sogar im Centromer zerbrechen und sind für Messungen unbrauchbar. Ich habe solches unter meinen Quetschpräparaten mehrfach beobachtet. In extremen Fällen wird man auf die Auswertung derartiger „Platten" verzichten; wer aber will entscheiden, wann die Dehnungsdifferenzen

nicht vorhanden oder vielleicht so geringfügig sind, daß sie vernachlässigt werden können? Das mikroskopische Bild bietet keine Gewähr hierfür. Jedenfalls wird man auch diesen rein methodischen Fragen Aufmerksamkeit schenken müssen, selbst wenn man weiß, daß bei *Caltha* die Hauptschwierigkeiten bei der Beurteilung von Idiogrammen weniger hierin als vielmehr in den Chromosomenstrukturen zu suchen sein dürften.

3. Besprechung der Ergebnisse zu III.

Das auffallendste Ergebnis der bisher besprochenen Untersuchungen ist neben der Entdeckung der B-Chromosomen die erstaunliche Variabilität der Chromosomenzahl. Für die Monokotylen sind ähnliche Beispiele zwar schon lange bekannt, es sei nur erinnert an die Arbeiten Åkerbergs (1942), Löves (1952) u. a. über *Poa pratensis*, bei der fast alle Diploidzahlen zwischen 38 und 147 gefunden wurden, oder an *Crocus vernus* (Karasawa 1942), von dem zahlreiche Aneuploidformen zwischen 2n = 8 und 35 bekannt geworden sind. Bei den Dikotylen aber sind derartige Erscheinungen einer hochgradigen intraspezifischen Eu- und Aneuploidie bisher weitaus seltener. *Caltha palustris* ist hier neben *Cardamine pratensis* (Lövkvist 1947 u. a.) eine der wenigen mitteleuropäischen Arten, die nach unseren heutigen Kenntnissen mindestens 16 verschiedene 2n-Werte in sich vereinigt. Dieser Zahl werden bei weiterer intensiver cytologischer Bearbeitung der Art sicherlich noch einige neue Werte hinzuzufügen sein, in erster Linie vermutlich zwischen 48 und 52. Daß auch bei anderen Species sich eine ebenso ausgeprägte Aneuploidie wird finden lassen, steht außer Zweifel, so unter den Ranunculaceen voraussichtlich bei *Anemone nemorosa*. Das gelegentliche Vorkommen von Individuen, die sich durch stark abweichende, aneuploide Chromosomenzahlen von der Masse der übrigen unterscheiden, dürfte eine im Pflanzen- und Tierreich allgemein weit verbreitete Erscheinung und bevorzugt bei polyploiden Arten zu beobachten sein.

Unter den von anderen Autoren ermittelten Diploidzahlen verdient besondere Aufmerksamkeit der von A. und D. Löve (1948) publizierte Wert 2n = 48 + ff. Es wird damit, ohne daß jedoch nähere Angaben gemacht werden, auf das bei dieser Diploidzahl beobachtete Auftreten zusätzlicher Chromosomen verwiesen. Stellt man ganz allgemein bei *Caltha* ihr Vorkommen in Rechnung und berücksichtigt ferner die Schwierigkeit der Zählungen, besonders bei den hochpolyploiden Formen, so erscheint es berechtigt, an der echten Aneuploidie der von früheren Veröffentlichungen bekannten Zwischenwerte (Tabelle 1, Spalte I) wie etwa 52, 58, 60, 61 und 62 Zweifel zu hegen. Es kann, wenn ausschließlich Somazellen zur Beobachtung gelangen, das Vorhandensein von B-Chromosomen eine Aneuploidie vorspiegeln, die lediglich durch die schlechte Unterscheidbarkeit der euchromatischen Extrachromosomen von den regulären bedingt ist und als Pseudoaneuploidie bezeichnet

werden könnte. Daneben muß selbstverständlich auch mit pseudoeuploiden Formen gerechnet werden. Beispiele hierfür sind zwar zur Zeit noch nicht bekannt; Kombinationen wie 55 + 1, 54 + 2 oder ähnlich sind aber durchaus denkbar. Unter diesem Gesichtspunkt halte ich auch die echte Euploidie der von LEONCINI (1952) als oktoploid angesehenen Diploidzahl von 64 für zumindest zweifelhaft. B-Chromosomen werden von ihr auch im Zusammenhang mit anderen Werten überhaupt nicht erwähnt, treten ja aber gerade bei den Hochpolyploiden besonders häufig auf und können hier leicht zu Trugschlüssen bei der Ermittlung der regulären Chromosomenzahl führen.

Eine weitere Beobachtung, die neben der oben erwähnten von LÖVE vielleicht auf B-Chromosomen schließen läßt, findet sich bei LANGLET (1932). Er gibt für *Caltha polypetala*, eine mit *C. palustris* eng verwandte in SO-Europa und Vorderasien beheimatete Art, unter sonst normalen 32 chromosomigen Zellen eine anomale Metaphase mit 35 Chromosomen an. Eindeutiger liegen die Verhältnisse bei *Ranunculus acer*, bei dem sowohl LANGLET (1927) wie auch SOROKIN (1927) Extrachromosomen sahen. Ihre Anzahl wechselt hier nach LANGLET innerhalb einer Pflanze von 2—10. Bei einer anderen Ranunculacee, *Thalictrum aquilegiifolium*, beobachtete derselbe Autor ein Individuum mit 2n = 14 und einem B-Chromosom, das konstant in allen Zellen, auch den generativen, vorhanden zu sein schien.

Daß bei einer Pflanze verschiedene Typen von Extrachromosomen auftreten können, erwähnt RANDOLPH (1941) für *Zea mays*. Er bezeichnet den Durchschnittstyp als B- und die aus diesem durch Translokationen hervorgehenden kleineren Typen als C-, D-, E- und F-Chromosomen. Auf die Frage, ob bei *Caltha* eine ähnliche Abhängigkeit der verschiedenen Typen voneinander besteht, wird in anderem Zusammenhang einzugehen sein.

Der Ansicht LEWITZKYs (1931), daß der primitive Charakter der Gattung *Caltha* auch in den cytologischen Befunden zum Ausdruck kommt — so sollen mehr zweiarmige als Köpfchenchromosomen vorhanden sein —, kann ich nicht zustimmen. Abgesehen davon, daß die Wertung der Chromosomen als bi- oder cephalobrachial nur willkürlich erfolgen kann, scheint mir bei *Caltha* eher ein abgeleiteter asymmetrischer Karyotyp (STEBBINS 1951) vorzuliegen.

Wenn auch die Auswertung karyotypischer Einzelheiten für die Systematik, wie LEWITSKY selbst hervorhebt, fragwürdig ist, so lassen sich doch durch vergleichende Beurteilung der Karyotypen in ihrer Gesamtheit, also der Chromosomenzahl, -größe und -form, Rückschlüsse auf die systematische Stellung einer zu prüfenden Pflanzengruppe ziehen. GREGORY (1941) beispielsweise hat auf dieser Basis und unter Berücksichtigung morphologischer Charaktere eine Neuordnung der

Ranunculaceen gegeben. Darüber hinaus aber prinzipielle Erörterungen über die Bedeutung eines bestimmten Karyotyps für die phylogenetischen Potenzen der betreffenden Gruppe anzustellen, halte ich für müßig. Man wird hier zwangsläufig bei einem Vergleich verschiedener systematischer Einheiten zu zum Teil völlig konträren Ergebnissen kommen. Denn entscheidend sind schließlich nicht Zahl und Morphologie der Chromosomen, sondern ihre genetische Konstitution. Und in diese haben wir zur Zeit noch zu wenig Einblicke, als daß ihre Bedeutung für die Entwicklungsmöglichkeit und Lebenskraft der Organismen allein durch den Karyotyp, der ja im Grunde nur in mikroskopische Bereiche verlegte äußere Merkmale widerspiegelt, erschlossen werden könnte.

IV. Haploide Phase.

1. Meiotisches Verhalten der A-Chromosomen.

Die Reduktionsteilung erfolgt bei *Caltha* im zeitigen Frühjahr. Die Art steht damit im Gegensatz zu einem anderen Frühlingsblüher unter den Ranunculaceen, der *Anemone nemorosa*, bei der die Pollenmutterzellen schon Ende Oktober des vorhergehenden Jahres Metaphasen I zeigen und vor Eintritt des Winters bereits voll entwickelte Pollenkörner ausgebildet haben (REESE, unveröffentlicht). Im Jahre 1951 wurden am 21. März unter *Caltha*-Beständen am natürlichen Standort im Botanischen Garten Kiel Blütenknospen gefunden, die alle Meiosestadien bis zu Pollentetraden aufwiesen. Bemerkenswert ist, daß diese Knospen, noch von Wasser bedeckt, unter einer dünnen Eisschicht lagen, ohne daß sich Störungen des Meiosisablaufs bemerkbar gemacht hätten.

Der Ablauf der Reduktionsteilung, sowohl bei der Mikro- wie bei der Makrosporogenese, entspricht in seinen Grundzügen den allgemeinen Vorstellungen und erfolgt etwa so, wie es BÖCHER (1945) für *Anemone apennina* beschrieben und dargestellt hat. Diplotän- und Diakinesestadien werden verhältnismäßig selten beobachtet und sind daher offenbar nur kurz. Chromosomenzählungen sind aus den gleichen Gründen, wie schon für die Mitose erläutert, recht schwierig und höchstens in wenigen Fällen bei den Tetraploiden und dann nur in der Metaphase I von Erfolg. Klare und übersichtliche Bilder (Abb. 6a) gehören auch für dieses Stadium zu den Ausnahmen. Meistens liegen die Chromosomen so eng zusammen, daß die einzelnen Bivalenten, nicht zuletzt wegen ihrer beträchtlichen Form- und Größenunterschiede, kaum voneinander zu trennen sind. Gleiches gilt für die Chromosomen in der Metaphase II und auch noch in den Pollenmitosen. In diesen Stadien waren mir exakte Analysen leider gänzlich unmöglich. In Parallele zu den Mitosen gilt ebenso für die Meiosis die Beobachtung, daß, offenbar individuell gebunden, bei der Metaphaseanordnung die Chromosomen entweder eng zusammenrücken oder, seltener, locker nebeneinanderliegen. Da Kulturbedingungen sowie Fixierungsart und -zeit für alle Pflanzen gleich gehalten wurden, kommen Außeneinflüsse als Begründung nicht in Betracht.

Multivalentbildungen wurden weder bei Tetra- noch bei Hochpolyploiden mit 2n = 56 und 60 erkannt. Da auch Anaphasebrücken und „lagging chromosomes" normalerweise fehlen, ist nicht daran zu zweifeln, daß bei diesen Formen in der Regel 16, 28 oder 30 Gemini gebildet werden, die nach ordnungsgemäßer Trennung in der Anaphase I in reduzierter Zahl auf die Tochterkerne verteilt werden. Auch die unter dem Begriff der „secondary association" bekannt gewordene paarweise Annäherung homologer Bivalenter wurde nicht beobachtet.

Mit derartigen meiotischen Komplikationen, als Folge der Polyploidie auf ein Übermaß an Homologie zurückführbar, hätte zunächst gerechnet werden müssen. Ihr Fehlen berechtigt zu der Annahme, daß der Zeitpunkt der Polyploidisierung, die ja in der Natur irgendwann einmal zu auto- oder auch allopolyploiden Formen geführt haben muß, schon sehr weit zurückliegt, so daß sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung durch strukturelle Chromosomenumbauten ein Gleichgewicht eingestellt hat und heute aus dem Ablauf der Reduktionsteilung keine Rückschlüsse mehr auf den Polyploidiegrad gezogen werden können. Diese Auffassung wird auch dadurch bekräftigt, daß es sich bei *Caltha* um eine Gattung handelt, deren morphologische Merkmale und disjunkte Verbreitung auf ein phylogenetisch sehr hohes Alter schließen lassen.

Von besonderer Bedeutung ist die Frage nach dem Verhalten der überzähligen A-Chromosomen bei den aneuploiden Formen, vor allem denen mit ungeradzahligen 2n-Werten. Ich habe nur einzelne derartige Fälle zu analysieren versucht und kann mir daher kein abschließendes Urteil erlauben. Prinzipiell gibt es für ein überzähliges Chromosom zwei Möglichkeiten: entweder es schließt sich an ein Bivalent an und bildet mit ihm zusammen ein mehr oder minder festes Trivalent oder es bleibt univalent. Ob das eine oder das andere der Fall ist, wird sich nicht generell klären lassen, sondern von Pflanze zu Pflanze, ja vielleicht sogar von Zelle zu Zelle, verschieden sein, denn erstens ist es unwahrscheinlich, daß stets das gleiche Chromosom überzählig ist, und zweitens wird auch der Zufall bei der Lagerung und Bewegung der Chromosomen in der Prophase I eine Rolle spielen.

Bei einer Pflanze der Bez.Nr. 57 (61) mit 2n = 57 wurde mit gewisser Regelmäßigkeit in den Metaphasen I ein Univalent beobachtet, das in seiner Größe und nichtrundlichen Form andere Bilder bot als die ebenfalls univalent bleibenden, bei anderen Pflanzen auftretenden B-Chromosomen (vgl. Abschn. IV, 2) und ohne Zweifel mit dem einen überzähligen Chromosom identisch ist. Diese Annahme wurde zusätzlich bestätigt durch die Auffindung von Mikronuclei bzw. Mikropollenkörnern; solche Gebilde kommen zwar vereinzelt bei sehr vielen Pflanzen, vorzugsweise denen mit ungeraden Diploidwerten, vor, fanden sich aber

unter der Bez.Nr. 57 ungleich häufiger als sonst. Das in der Metaphase I irgendwo im Kernraum liegende Univalent erfährt während der Anaphase I eine Längsspaltung, die jedoch nur dann im mikroskopischen Bild sichtbar wird, wenn es von den auseinanderweichenden Anaphasegruppen weit genug abgesetzt ist. Über das weitere Schicksal der Spalthälften lassen sich keine Aussagen machen.

Lagen bei der vorstehend erwähnten Pflanze die Verhältnisse noch einigermaßen klar, so waren bei anderen Aneuploiden mit ebenfalls 57 oder auch 58, 59 und 61 Chromosomen keine gesicherten Ergebnisse über das meiotische Verhalten der überzähligen A-Chromosomen zu gewinnen. Zweifellos lassen bei einigen von ihnen die zum Teil allerdings nur spärlichen Beobachtungen von Univalenten aus Analogieschlüssen auf ein ähnliches Verhalten wie bei der Bez.Nr. 57 (61) schließen, doch muß in anderen Fällen aus den ungestörten Meta- und Anaphasebildern gefolgert werden, daß die überzähligen Chromosomen sich auch gemeinsam mit den anderen, vielleicht nach Trivalentbildung, in die Äquatorialebene einzuordnen vermögen. Genauere Angaben lassen sich für die Hochpolyploiden, und auf sie war ich bei der Beurteilung des Meiosisablaufs aneuploider Pflanzen angewiesen, aus den eingangs erörterten Gründen nicht machen. Das gilt insbesondere auch für die Pflanzen, bei denen zwei und mehr Chromosomen überzählig vorhanden sind.

Am Rande sei noch vermerkt, daß die Teilungen im gleichen Pollenfach vielfach nicht synchron verlaufen (Tabelle 6); so können apikal beispielsweise schon Telophasen I vorliegen, während basal noch Pollenmutterzellen in der Anaphase I begriffen sind. In diesem Falle ist die Reduktionsteilung an der Antherenspitze weiter fortgeschritten als am Grunde. In gleicher Häufigkeit wird aber auch Gegenteiliges beobachtet, z. B. Diakinesen apikal, Metaphasen I basal. Worauf diese Diskrepanzen zurückzuführen sind, ist unklar; vor allem, wenn man stoffliche Regulatoren für den Ablauf der Meiosis annimmt.

Tabelle 6. *Chronologie des Teilungsverlaufes in 10 verschiedenen Pollenfächern.*

Lfd. Nr.	Bez.Nr.	2n	Meiosestadien		Verlauf der Teilungswelle	
			basal	apikal	basal	apikal
1	11, II (70)	32	Metaphasen I	Anaphasen I	←	
2	17 (25)	32 + 2	Anaphasen I	Telophasen I	←	
3	17 (25)	32 + 2	Telophasen I	Anaphasen I		→
4	24 (40)	32	Metaphasen I	Anaphasen I	←	
5	24 (40)	32	Metaphasen I	Metaphasen I	—	
6	24 (40)	32	Diakinesen	Diakinesen	—	
7	41 (89)	60 + 3	Metaphasen I	Metaphasen I	—	
8	65, I (31)	32 + 3	Metaphasen I	Metaphasen I	—	
9	65, I (31)	32 + 3	Metaphasen I	Diakinesen		→
10	75, I (60)	32 + 1	Anaphasen I	Metaphasen I		→

2. *Meiotisches Verhalten der B-Chromosomen.*

Es ist im vorhergehenden schon mehrfach darauf hingewiesen worden, daß die B-Chromosomen sich in der Meiosis wie Univalente verhalten. Diese Beobachtung ergab unter Hinzuziehung ihrer morphologischen Merkmale den entscheidenden Anstoß, sie überhaupt als B-Chromosomen von den A-Chromosomen abzutrennen.

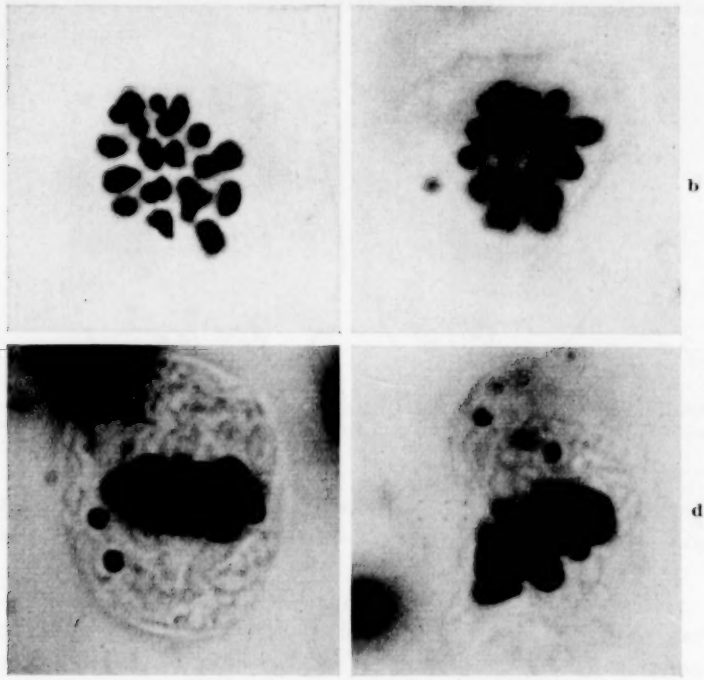


Abb. 6 a—d. a Polansicht einer Metaphase I mit 16 Bivalenten, b desgl. mit 1 univalenten B-Chromosom, c und d Seitenansichten von Metaphasen I mit je 3 univalenten B-Chromosomen [a: Bez.Nr. 31, I (63) 2n = 32; b—d: Bez.Nr. 65, I (31) 2n = 32 + 3]. Vergr. 2160 ×.

In der Prophase I, auch der Diakinese, sind sie noch nicht mit Sicherheit in der Masse der übrigen Chromosomen auszumachen. Erst in der Metaphase I, wenn die Bivalenten sich in die Äquatorialebene eingeordnet haben, sind die B-Chromosomen, in Form rundlicher Körper polwärts gelagert oder seltener auch seitlich und in gleicher Höhe von ihr an der Peripherie des Spindelkörpers, zu erkennen (Abb. 6 b—d). Sie vermögen sich offenbar nicht in die Äquatorialebene einzuordnen und bleiben daher zufallsgemäß im Kernraum zerstreut. So erklärt es sich auch, daß, wenn sie in Dreizahl vorhanden sind, bei Seitenansichten

gewöhnlich 1 auf der einen und 2 auf der anderen Seite liegen; 3 auf der gleichen Seite (Abb. 6d) werden verhältnismäßig selten beobachtet.

Meistens finden sie sich in den Metaphasen I in der Anzahl, die nach den Mitosepräparaten zu erwarten ist. Das schließt allerdings nicht aus, daß gelegentlich auch weniger zu sehen sind, weil sie durch die Bivalenten verdeckt werden oder auch, ganz zufällig, zwischen ihnen

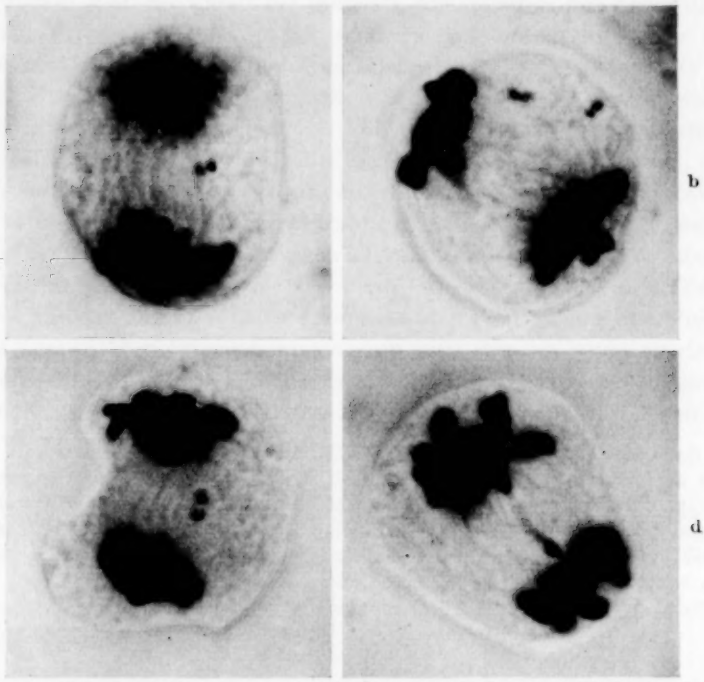


Abb. 7 a—d. Seitenansichten von Anaphasen I mit B-Chromosomen kurz nach der Längsteilung; in d Anaphasebrücke zwischen den zu entgegengesetzten Polen wandernden B-Spalthälften [a—d: Bez.Nr. 65, I (31) 2n = 32 + 3]. Vergr. 2160 ×.

in der Metaphaseplatte liegen. Paarungen der B-Chromosomen untereinander oder mit A-Chromosomen wurden niemals beobachtet. Sie deshalb prinzipiell für ausgeschlossen zu halten, erscheint mir jedoch in Anbetracht der schwierigen Deutungsverhältnisse bei der Vielzahl heteromorpher Gemini nicht berechtigt.

Während der nun folgenden Anaphase I, in der die A-Chromosomen, im Reduktionsspalt auseinanderweichend, zu den Polen wandern, beginnen die B-Chromosomen mit einer normalen Längs-, also Äquationsteilung; ein Teilungsmodus, wie man ihn häufig auch bei anderen, regulären Univalenten feststellen kann (Darlington 1937). Abb. 7a—c zeigt einige B-Chromosomen, die die Längsspaltung schon vollzogen

haben; daß sie in diesen Fällen meist mehr oder weniger äquatorial gelegen sind, ist lediglich phototechnisch bedingt. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß alle B-Chromosomen, gleichgültig, ob sie zufällig in der Nähe der Äquatorialplatte oder weit entfernt davon liegen, eine solche Längsteilung, die ja normalerweise der homöotypen Phase vorbehalten ist, schon in der heterotypen durchmachen. Sie erfolgt meistens in der Anaphase I, verzögert sich jedoch häufig bis zur Telophase I und kann ausnahmsweise auch verfrüht bereits in der Metaphase I einsetzen.

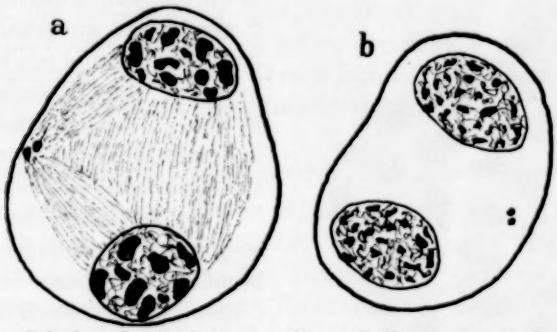


Abb. 8a u. b. a Telophase I mit einem gespaltenen B-Chromosom, an dem Spindelfasern ansetzen; b Interkinese mit einem gespaltenen, von den Tochterkernen ausgeschlossenen B-Chromosom [a und b: Bez.Nr. 65 I (31) 2n = 32 + 3]. Vergr. 2400 ×.

Für das weitere Schicksal der Spalthälften sind in Abhängigkeit von der ursprünglichen Lage der B-Chromosomen im Kernraum 3 Möglichkeiten gegeben:

1. Wenn sie zufällig bereits in der Nähe eines Poles gelegen sind, können die beiden nebeneinanderliegenden Chromatiden mit der polwärts wandernden Anaphasegruppe in einen Tochterkern übernommen werden.

2. Bei extrem abseitiger Lage bleiben sie von beiden Tochterkernen ausgeschlossen und werden später vom Plasma resorbiert. Das dürfte in den meisten Fällen auch für die B-Chromosomen zutreffen, die primär in oder unmittelbar neben der Metaphaseplatte liegen; sie werden zwar regelmäßig längsgeteilt, die Spalthälften aber bleiben zusammen. Sie vermögen demnach nicht zu entgegengesetzten Polen auseinanderzuweichen, obwohl, wie gelegentlich zu beobachten ist (Abb. 8a), noch Spindelfasern eigens für sie ausgebildet sind. In den Interkinesen sieht man dann nicht selten die gespaltenen B-Chromosomen als winzige, nur schwach chromatische Punkte zwischen den Tochterkernen liegen (Abb. 8b).

3. Ausnahmsweise können die beiden Chromatiden eines in der Äquatorialebene gelegenen B-Chromosoms als Nachzügler den A-Chromo-

somen folgen und auf verschiedene Tochterkerne verteilt werden. Dabei entstehen leicht die als Anaphasebrücken bezeichneten Bilder (Abb. 7d).

Über die relative Häufigkeit dieser drei Verhaltensweisen lassen sich naturgemäß keine exakten Angaben machen. In der überwiegenden Mehrzahl dürften die B-Chromosomen gemäß 1. mit beiden Spalthälften in die Tochterkerne aufgenommen werden. Das mag nach persönlicher Schätzung zu etwa 70 bis 80% der Fall sein; die restlichen B-Chromosomen dürften, wie unter 2. geschildert, außerhalb der Kerne liegenbleiben und mit beiden Chromatiden vom Plasma resorbiert werden. Eine Verteilung nach 3. kommt offenbar nur sehr selten vor und ist praktisch bedeutungslos.

Abb. 9. Metaphase I einer Embryosackmutterzelle, 1 B-Chromosom sichtbar [Bez.Nr. 65, I (31) 2n = 32 + 3]. Vergr. 630 ×.

Das Verhalten der B-Chromosomen im II. Teilungsschritt, der homöotypen Phase, läßt sich bei *Caltha* mikroskopisch kaum analysieren. Sicher ist, daß auch hier noch ihren Spalthälften entsprechende chromatische Partikel außerhalb der meta-, ana- und telophasischen A-Chromosomengruppen beobachtet werden, doch sind diese Erscheinungen vor allem in der Ana- und Telophase wesentlich seltener als während der I. Teilung. Es kann daraus gefolgert werden, daß sich das Verhalten der B-Chromosomen besonders gegen Ende der homöotypen Phase mehr und mehr normalisiert. Ich möchte annehmen, daß sie sich größtenteils wie die regulären Chromosomen in die Metaphaseplatten einordnen und mit ihnen auf die Gonenkerne verteilt werden. Da der II. Teilungsschritt weitgehendst einer normalen Mitose gleichzusetzen ist, die ja auch sonst in Gegenwart von B-Chromosomen ungestört zu verlaufen pflegt, würde solches den Erwartungen entsprechen.

Die gelegentlich noch sichtbar werdenden Chromatinpartikel sind vielleicht zum Teil auf diejenigen B-Chromosomen zurückzuführen, die nach der I. Teilung in cytoplasmatische Bereiche gelangten, während der Interkinese aber noch nicht völlig eliminiert wurden.

Die Frage, ob die Spalthälften der B-Chromosomen in der homöotypen Phase eine erneute Längsteilung erfahren, ist an Hand mikro-

skopischer Präparate nicht zu beantworten. Nur auf indirektem Wege, durch cytologische Untersuchung der Nachkommenschaft aus Kreuzungen B-Chromosomen-haltiger Eltern läßt sich Klarheit gewinnen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen, ebenso wie eine schematische Darstellung des Verhaltens der B-Chromosomen in beiden Teilungsschritten, werden erst im folgenden Abschnitt besprochen.

Nachzutragen wäre noch, daß sich die bisherigen Erörterungen über die B-Chromosomen in der Meiosis auf die Mikrosporogenese tetraploider Pflanzen beziehen. Sie gelten aber fraglos in gleicher Weise ebenso für die Hochpolyploiden, wenn auch hier durch die hohen Chromosomenzahlen die Beobachtung sehr erschwert wird und Einzelheiten kaum erkennbar werden. Und sie gelten ebenfalls, soweit das aus nur wenigen Präparaten geschlossen werden kann (Abb. 9), für die Reduktionsteilungen in den Embryosackmutterzellen.

3. Übertragung der B-Chromosomen auf die Nachkommenschaft.

Zur Klärung der Frage, ob die B-Chromosomen in der homöotypen Phase zum zweiten Male längsgeteilt werden, wurde eine Reihe von Kreuzungen vorgenommen und die Verteilung der B-Chromosomen auf die Nachkommenschaft ermittelt. Es ist rein rechnerisch schon zu erwarten, daß die Häufigkeit des Vorkommens bestimmter B-Chromosomen-Zahlen in der Nachkommenschaft, je nachdem, ob eine einmalige oder zweimalige Längsteilung zugrunde gelegt wird, ganz verschieden ausfällt.

Lediglich 3 Kreuzungen wurden durch Chromosomenzählungen an jeweils 10 Sämlingen der F_1 ausgewertet. Die Ergebnisse sind in Tabelle 7 wiedergegeben. Zur Beantwortung der oben aufgeworfenen Frage können

Tabelle 7.

Zahl der B-Chromosomen in der Nachkommenschaft B-Chromosomen-haltiger Eltern.

	Kreuzung Nr. 8	Kreuzung Nr. 11	Kreuzung Nr. 13
	♀ 32 × ♂ [32 + 3]	♀ [32 + 3] × ♂ 32	♀ [32 + 3] × ♂ [32 + 2]
2n Bez.Nr.	31, II (63) 65, I (31)	65, I (31) 31, II (63)	65, I (31) 35 (94)
Klg. Nr. 1	32 + 1	32 + 1	32 + 1 32 + 2 32 + 3 32 + 4
Klg. Nr. 2	32	32 + 1	32 + 1 32 + 2 (32 + 4)
Klg. Nr. 3	32 + 1	32 + 1	32 32 + 1 32 + 2
Klg. Nr. 4	32 + 2	32	32
Klg. Nr. 5	32 + 2	32 + 1	32 + 2 32 + 4
Klg. Nr. 6	32 + 2	32 + 1	32 32 + 2 32 + 3
Klg. Nr. 7	32 + 2	32 + 2	(32 + 1) 32 + 2 32 + 4
Klg. Nr. 8	32 + 1	32 + 2	32 32 + 1 32 + 2 32 + 3 (32 + 4)
Klg. Nr. 9	32 + 2	32	32 + 2
Klg. Nr. 10	32 + 1	32	32 + 2 32 + 3 32 + 4 32 + 5
Insgesamt	1× 32 4× 32 + 1 5× 32 + 2	3× 32 5× 32 + 1 2× 32 + 2	() = Zählung nicht ganz gesichert.

nur die Kreuzungen Nr. 8 und 11 herangezogen werden. Nr. 13 sei weiter unten besprochen. Faßt man von beiden Kreuzungen die Chromosomenzählungen an jetzt insgesamt 20 F_1-Keimlingen zusammen, so ergibt sich ein Spaltungsverhältnis, bezogen auf 0, 1, 2 und 3 B-Chromosomen, von 4:9:7:0. Diese Zahlenreihe ist den theoretisch errechneten, wobei vier verschiedene Teilungsmodi Berücksichtigung gefunden haben, in Tabelle 8 gegenübergestellt (vgl. Legende zu Tabelle 8). Eine zufallsgemäße Verteilung der B-Chromosomen sowohl im I. wie auch II. Teilungsschritt kann außer Betracht bleiben, weil das mikroskopische Bild der Anaphasen II diese Möglichkeit von vornherein ausschließt; in diesen Stadien werden nämlich im Gegensatz zur Anaphase I kaum noch zufällig im Kernraum zerstreut liegende B-Chromosomen beobachtet. Im übrigen entspricht das tatsächlich gefundene Spaltungsverhältnis auch nicht den in diesem Falle theoretisch zu erwartenden.

Wie aus Tabelle 8 ersichtlich, deckt es sich weitestgehend mit der unter I 1 b angeführten Zahlenreihe. Selbst wenn man unterstellt, daß

Tabelle 8. *Theoretisch zu erwartende und praktisch gefundene Spaltungsverhältnisse in der Zahl der B-Chromosomen bei jeweils 20 Nachkommen aus einer Kreuzung* $32 \times [32 + 3]$ *oder umgekehrt.*

	Chromosomenzahlen in der F_1						
	32	32 + 1	32 + 2	32 + 3	32 + 4	32 + 5	32 + 6
I. Theoretisch zu erwarten:							
1. Bei einmaliger Spaltung der B-Chromosomen							
a) ohne Eliminierung von B-Chromosomen	2,50	7,50	7,50	2,50			
b) mit Eliminierung von 25% der B-Chromosomen	4,88	8,79	5,28	1,05			
2. Bei zweimaliger Spaltung der B-Chromosomen							
a) ohne Eliminierung von B-Chromosomen	2,50		7,50		7,50		2,50
b) mit Eliminierung von 25% der B-Chromosomen	4,88		8,79		5,28		1,05
II. Praktisch gefunden	4	9	7	0	0	0	0

Unter I ist eine zufallsgemäße Verteilung der B-Chromosomen in der heterotypen Phase zugrunde gelegt, wobei die Spalthälften gemeinsam in einen der beiden Tochterkerne aufgenommen werden, und ein normales Verhalten in der homöotypen Phase. Unter 1. ist angenommen, daß die Spaltung nur einmal, und zwar während des I. Teilungsschrittes erfolgt; die Spalthälften würden dann ohne erneute Teilung in der Anaphase II auf entgegengesetzte Pole verteilt werden. Unter 2. ist eine zweimalige Spaltung, also sowohl während der hetero- wie auch der homöotypen Phase angenommen; es würden im II. Teilungsschritt dann die Tochterspalthälften getrennt. a) bedeutet jeweils, daß *alle* B-Chromosomen sich wie unter 1. bzw. 2. verhalten, b) nur zu 75%, während die restlichen 25% im Cytoplasma eliminiert werden.

bei einer solchen relativ guten Übereinstimmung ein glücklicher Zufall mitgespielt haben muß und daß weiterhin eine Gesamtzahl von nur 20 Keimlingen noch keine statistische Sicherheit gewährleisten kann, ist die Tatsache einer nur einmaligen Spaltung der B-Chromosomen während der heterotypen Phase wohl nicht zu bestreiten. Die im vorhergehenden Abschnitt geäußerte Vermutung einer Eliminierung von schätzungsweise 20—30% der B-Chromosomen könnte darüber hinaus, mit gewisser Toleranz nach beiden Seiten, als bestätigt angesehen werden,

Da auch sonst keine Einflußnahme der B-Chromosomen auf den Phänotyp bei *Caltha* nachzuweisen ist, kann eine Verschiebung des Spaltungsverhältnisses durch Gonenkonkurrenz wohl als unwahrscheinlich außer acht gelassen werden, wenn auch ROMAN (1948) beim Mais ein ähnliches Phänomen nachzuweisen vermochte. Er spricht von einer „gerichteten Befruchtung": infolge „nondisjunction" des B-Chromosoms in der 2. Pollenkornmitose besitzt der eine generative Kern 2, der andere keine B-Chromosomen; die Eizellen werden nun bevorzugt befruchtet von den B-Chromosomen-haltigen Spermazellen, während die ohne B-Chromosomen überwiegend mit dem sekundären Embryosackkern fusionieren. — Ein weiterer Einwand zu den Kreuzungsexperimenten, nämlich daß möglicherweise eine apomiktische Vermehrung störend gewirkt haben mag, wird durch die negativen Ergebnisse entsprechend angestellter Versuche entkräftet.

Die bisher noch nicht angeschnittene Frage, ob die B-Chromosomen sowohl durch die männlichen generativen Zellen im Pollenkorn wie auch durch die Eizellen übertragen werden, muß nach den Ergebnissen der Kreuzungen 8 und 11 bejaht werden. Das war nach den meiotischen Befunden an Makrosporenmutterzellen B-Chromosomen-haltiger Pflanzen, die in der heterotypen Teilung ganz ähnliche Bilder zeigen wie die Pollenmutterzellen, zu erwarten.

Einer gesonderten Besprechung bedarf das Ergebnis der Kreuzung Nr. 13 (Tabelle 7). Denn die Inkonstanz der B-Chromosomen-Zahl in der Nachkommenschaft mit Ausnahme des Keimlings Nr. 9, bei dem in zahlreichen Metaphasen immer nur 2 Extrachromosomen gefunden wurden, steht im Widerspruch zu den mitotischen Untersuchungen, für die ich ausdrücklich die Konstanz der Chromosomenzahl, auch der B-Chromosomen, innerhalb einer Pflanze betont habe. Hier aber wurden selbst in benachbarten Zellen einer Wurzelspitze die verschiedensten Werte gezählt, wobei es noch fraglich ist, ob überhaupt alle wirklich vorhandenen erfaßt worden sind. Als Ursache für diese unerwartete Variabilität könnte man vielleicht eine gewisse Unverträglichkeit der Elterngenome annehmen, die um so naheliegender ist, als die Kreuzungspartner verschiedenen Unterarten angehören [65, I (31): ssp. *genuina* HEGI aus der Umgebung von Kiel; 35 (94): ssp. *laeta* aus den französi-

schen Alpen]. Weshalb sich eine solche Unverträglichkeit jedoch nur auf die B-Chromosomen auswirken und hier Verteilungsstörungen auslösen soll, bleibt unklar. Vielleicht ist auch an ähnliche Erscheinungen

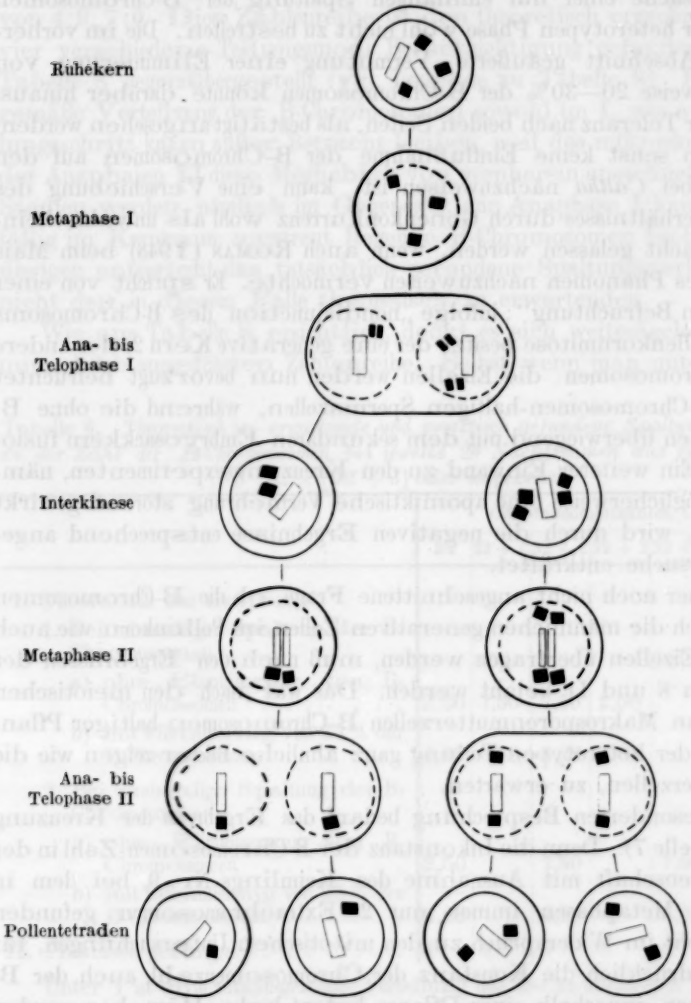


Abb. 10. Schematische Darstellung zum Verhalten der B-Chromosomen während der Reduktionsteilung. Weiß: A-Chromosomen (1 Genom jeweils nur durch 1 Chromosom dargestellt), schwarz: B-Chromosomen. Erklärung s. Text.

zu denken, wie sie neuerdings BJÖRKMAN (1951) bei *Agrostis canina* beobachtete. Er fand bei Pflanzen mit nur wenigen (1—3) B-Chromosomen diese stets in konstanter Zahl; waren mehr vorhanden, so variierten sie in ihrer Zahl von Zelle zu Zelle. BJÖRKMAN konnte nachweisen, daß Verteilungsanomalien der B-Chromosomen in den Anaphasen ver-

antwortlich hierfür waren. Derartiges gelang mir bei *Caltha* zwar nicht, doch dürften auch hier kaum andere Ursachen zugrunde liegen.

Ein ganz zufälliges Nebenergebnis der Kreuzungsexperimente, die Auffindung eines etwa 48chromosomigen Keimlings in der F_1 einer Kreuzung $[32 + 3] \times 32$, sei wegen seiner weittragenden Bedeutung hier schon kurz erwähnt. Im folgenden werde ich noch wiederholt darauf einzugehen haben.

Der karyologische Befund der F_1, der nicht nur Klarheit in der Übertragungsweise der B-Chromosomen auf die Nachkommenschaft brachte, sondern indirekt auch Rückschlüsse auf ihr Verhalten in der homöotypen Phase zu ziehen gestattete, erlaubt nunmehr eine zusammenfassende Schilderung des gesamten Teilungsablaufes, soweit er die B-Chromosomen betrifft (Abb. 10). Ausgegangen wird von einer Pollenmutterzelle mit 3 B-Chromosomen. Während in der Metaphase I die Bivalenten sich in die Äquatorialebene einordnen, bleiben die B-Chromosomen wahllos im Kernraum zerstreut, und zwar, wie es den Regelfall darstellt, 2 auf der einen, das dritte auf der anderen Seite. In der Ana- bis Telophase I, wenn sich die Bivalenten nach Trennung im Reduktionsspalt auf die Pole verteilt haben, machen die B-Chromosomen eine Längsteilung durch und werden mit beiden Spalthälften gemeinsam in einen der Tochterkerne übernommen. Obgleich der mikroskopische Nachweis hierfür aussteht, möchte ich annehmen, daß die Spalthälften auch während der Interkinese paarweise einander genähert bleiben. Die sich unmittelbar anschließende homöotype Phase sieht die B-Chromosomen, abgesehen davon, daß eine erneute Längsteilung nicht mehr erfolgt, in einem annähernd normalen, den A-Chromosomen angepaßten Verhalten; gelegentliche Unregelmäßigkeiten seien dadurch angedeutet, daß die B-Chromosomen leicht seitlich verlagert von den Metaphase-II-Platten eingezeichnet sind. Ana- und Telophase II bieten keine Besonderheiten; die im I. Teilungsschritt entstandenen Spalthälften werden jetzt endgültig getrennt und gelangen gemeinsam mit den A-Chromatiden in die Gonenkerne. Aus einer Pollenmutterzelle mit 3 B-Chromosomen gehen nach dieser Darstellung 2 Pollenkörner mit $16 + 2$ und 2 mit $16 + 1$ hervor. Es bleibt noch nachzutragen, daß dem in Abb. 10 gegebenen Schema das Durchschnittsverhalten der B-Chromosomen (s. S. 227 unter 1.) zugrunde gelegt ist.

4. Morphologie des Pollens.

Die Pollenpräparate von *Caltha palustris* (Herstellung s. „Material und Methode") bieten zum großen Teil recht uneinheitliche Bilder. Neben tricolpaten, feinkörnige Reservesubstanzen enthaltenden 2kernigen Kugeltetraedern, die die normalen, fertilen Pollenkörner darstellen, finden sich bei allen Pflanzen, in ihrem Anteil an der gesamten

Pollenproduktion individuell beträchtlich schwankend, mehr oder weniger leere oder auch mit grobkörnigem Inhalt gefüllte, an den Keimfalten häufig eingesunkene Pollenkörner, die man schon ohne Prüfung der

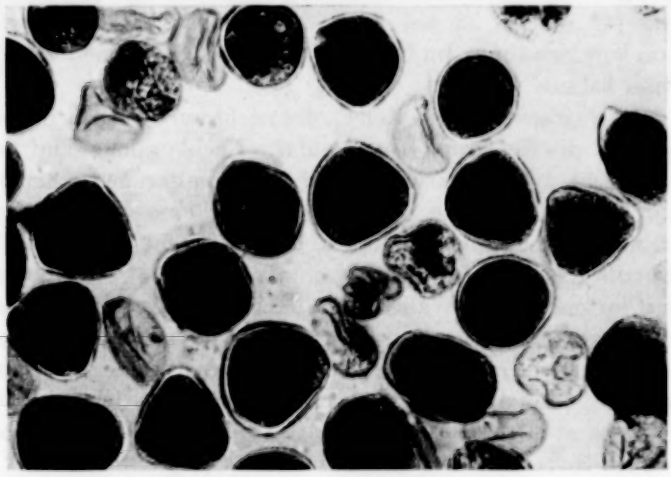


Abb. 11. Ausschnitt eines Pollenpräparates mit fertilen und sterilen Pollenkörnern [Bez.-Nr. 3, I (66) 2n = 32]. Vergr. 570 ×.

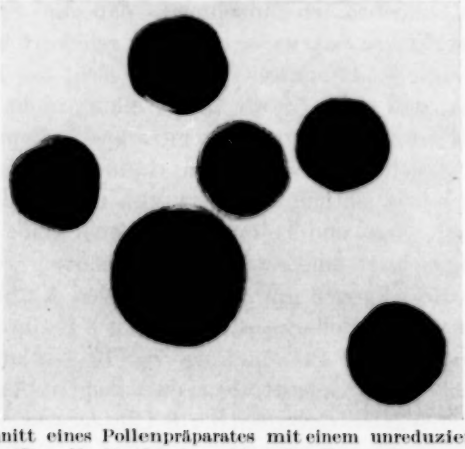


Abb. 12. Ausschnitt eines Pollenpräparates mit einem unreduzierten Pollenkorn [Bez.-Nr. 35 (94) 2n = 32 + 2]. Vergr. 570 ×.

Keimfähigkeit als steril ansprechen muß (Abb. 11). Daneben kommen, allerdings recht selten, aber doch mit einer gewissen Regelmäßigkeit, wiederum bei Pflanzen mit den verschiedensten Chromosomenzahlen die bereits erwähnten Mikropollenkörner vor und außerdem Pollenkörner mit wesentlich größerem Volumen, als es dem Durchschnitt entspricht (Abb. 12). Während die erstgenannten zwanglos bei Annahme gelegent-

licher Meiosisunregelmäßigkeiten mit univalent bleibenden A- oder auch B-Chromosomen in Verbindung gebracht werden können, ist eine Erklärung für die übergroßen Pollenkörner nicht so naheliegend. Wenn man jedoch beobachtet, daß diese, die in ihrer Struktur vollkommen den normalen entsprechen und sich nur durch einen etwa $1^1/_2$fach größeren Durchmesser von ihnen abheben, in den Pollenpräparaten häufig zu zweit einander genähert liegen, und außerdem berücksichtigt, daß aus einer Kreuzung $[32 + 3] \times 32$ unter 11 Keimlingen einer mit etwa 48 Chromosomen hervorging, so ist nicht daran zu zweifeln, daß es sich hierbei um unreduzierte Pollenkörner handelt. Die hexaploide F_1-Pflanze wäre somit aus der Vereinigung eines reduzierten mit einem unreduzierten Gameten, $16 + 32 = 48$, entstanden zu denken.

Tabelle 9. *Durchmesser und Volumen normaler und unreduzierter Pollenkörner bei einer tetraploiden Pflanze* [Bez.Nr. 35 (94) $2n = 32 + 2$].

	Durchmesser		Volumen	
	$M \pm m$ μ	bezogen auf normal = 100	μ^3	bezogen auf normal = 100
Normal	$24{,}3 \pm 0{,}30$	100	7513	100
Unreduziert	$35{,}0 \pm 0{,}44$	144	22454	299

Unreduzierte Pollenkörner treten, meist ganz vereinzelt, sowohl bei Tetraploiden wie auch Hochpolyploiden auf; bei einer Pflanze der Bez.-Nr. 35 (94) waren sie sogar verhältnismäßig so reichlich, daß vergleichend statistische Messungen vorgenommen werden konnten. Es zeigte sich, daß gegenüber den normalen haploiden der Durchmesser um rund die Hälfte und das Pollenvolumen auf das 3fache zugenommen hatten. Bei der Berechnung des Volumens wurde die Kugelform zugrunde gelegt. Tabelle 9 gibt die Durchschnittsgrößen aus jeweils 20 Messungen; die Differenz zwischen den Mittelwerten ist statistisch gesichert.

Im Abschnitt VI,1 wird bei Besprechung der Pollengrößen von Tetra- und Hochpolyploiden noch einmal auf die Frage der Volumenzunahme nach Verdoppelung der Chromosomenzahl zurückzukommen sein.

5. Entstehung der B-Chromosomen.

Die Frage nach der Entstehung der B-Chromosomen ist schon sehr oft gestellt, aber meines Wissens bisher noch in keinem Falle befriedigend beantwortet worden. Im folgenden soll versucht werden, bei *Caltha* ihre Entstehung aus den A-Chromosomen wahrscheinlich zu machen. Es sei von vornherein betont, daß es sich vorerst noch um hypothetische Vorstellungen handelt, wenn auch eine ganze Reihe von Beobachtungen ihre hohe Wahrscheinlichkeit unterstreichen.

Als eine der wesentlichsten ist vor allem das gelegentliche Auftreten „überzähliger B-Chromosomen" anzuführen. Darunter werden die Fälle verstanden, in denen während der heterotypen Teilung einerseits mehr B-Chromosomen in Erscheinung treten, als nach den somatischen Zählungen zu erwarten gewesen wären (Abb. 13a), und andererseits auch bei Pflanzen ohne Extrachromosomen meiotische Figuren sichtbar werden, die von den normalen B-Chromosomen nicht zu unterscheiden sind (Abb. 13b). Es muß daraus zunächst auf vor oder zu Beginn der Reduktionsteilung erfolgende Unregelmäßigkeiten geschlossen werden, die eine Ausbildung B-Chromosomen-ähnlicher chromatischer Partikel

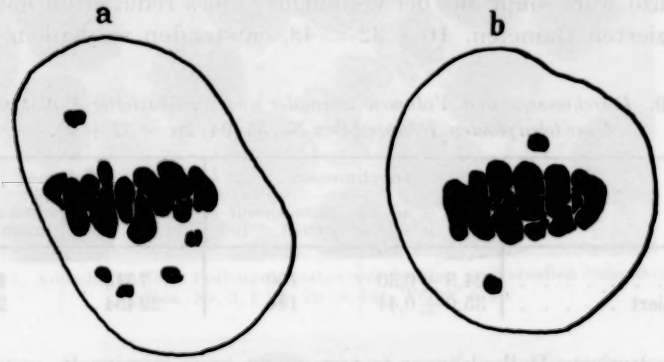


Abb. 13a u. b. Metaphasen I mit überzähligen B-Chromosomen. a: 3 reguläre und 2 überzählige. [Bez.Nr. 65, I (31) 2n = 32 + 3; b: 2 überzählige, Bez.Nr. 24 (40) 2n = 32.] Vergr. 2400×.

nach sich ziehen. Der Einfachheit halber seien diese Partikel im folgenden als überzählige B-Chromosomen bezeichnet. Sie gleichen den normalen nicht nur in Form und Größe, sondern auch in ihrem meiotischen Verhalten, d. h. sie bleiben wie diese mehr oder weniger univalent, liegen zufallsgemäß im Kernraum zerstreut und vermögen sich gegen Ende der heterotypen Phase längszuteilen. Der einzige sichtbar werdende Unterschied gegenüber den normalen B-Chromosomen könnte darin bestehen, daß die Längsteilung bei ihnen später erfolgt, also vorwiegend in der Telophase I. Doch ist diese Beobachtung nicht ganz gesichert. Sie werden im allgemeinen nur ausnahmsweise unter einer Vielzahl ungestörter Meiosisstadien beobachtet, doch gibt es auch Pflanzen, bei denen fast jeder Pollenfachquerschnitt eine oder wenige Zellen mit derartigen überzähligen B-Chromosomen aufweist. Böcher (1945) sah ganz ähnliche Bilder bei *Anemone apennina*; er führt jedoch die Entstehung der Fragmente hier auf crossing-over-Störungen nach Inversionen zurück.

Bemerkenswerterweise scheinen in der Häufigkeit ihres Vorkommens bei *Caltha* Parallelen zur Pollenfertilität zu bestehen. Die Beobachtungen an den wenigen daraufhin bisher untersuchten Tetraploiden zeigten, daß überzählige B-Chromosomen um so häufiger auftreten, je

schlechter die Pollenfertilität (vgl. Abschn. VI,1) der betreffenden Pflanze ist. Diese Aussage beruht lediglich auf subjektiver Beurteilung, denn vergleichend statistische Messungen wurden wegen der Unsicherheit bei der Erfassung der fraglichen Meiosisstadien nicht angestellt. Umwelteinflüsse als auslösender Faktor für die Erzeugung überzähliger B-Chromosomen kommen nicht in Betracht.

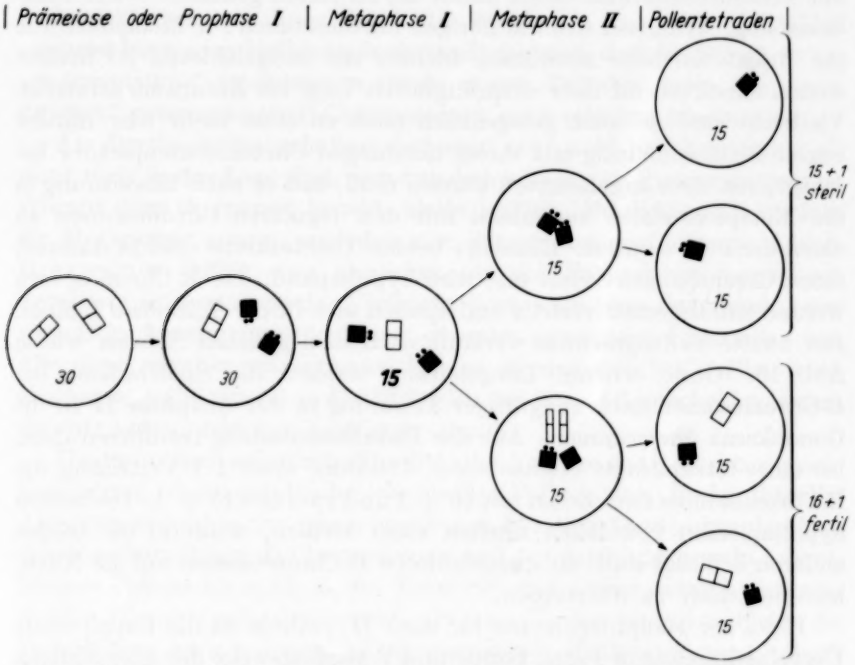


Abb. 14. Schema zur Theorie der B-Chromosomen-Entstehung bei einer tetraploiden *Caltha*-Pflanze (2n = 32). Ein Chromosomenpaar ausgezeichnet, die übrigen als Zahl dargestellt. Weiß: A-Chromosomen, schwarz: B-Chromosomen. Erklärung s. Text.

Bevor nun weitere Punkte angeführt werden, die für eine direkte Ableitung der B- von den A-Chromosomen sprechen — auch die gleiche Chromatizität beider steht im Einklang damit —, sei zunächst einmal angenommen, daß die überzähligen B-Chromosomen tatsächlich den normalen gleichzusetzen sind und sich von diesen nur dadurch unterscheiden, daß ihre Entstehung vor oder in die betreffende Meiose fällt, während die normalen bereits somatisch vorhanden waren. Unter dieser vorläufig noch nicht bewiesenen Annahme sei eine hypothetische Vorstellung über die Entstehung der B-Chromosomen bei *Caltha* an Hand der schematischen Darstellung in Abb. 14 entwickelt:

In einer prämeiotischen Mutterzelle erfährt eines der *kleinen*, annähernd isobrachialen Chromosomen eine „misdivision"; es teilt sich

also aus irgendeinem unbekannten Grunde nicht längs, sondern quer, und zwar im Centromer. Ob diese falsche Teilung vielleicht erst in der Prophase I erfolgt, sei dahingestellt (im Pachytän und auch in den Diakinesen lassen sich selbst bei den Tetraploiden die einzelnen Chromosomen noch nicht mit Sicherheit voneinander trennen). Durch die „misdivision" erhält jeder Chromosomenarm, nunmehr als B-Chromosom zu betrachten, ein Teilcentromer und bleibt damit bis zu einem gewissen Grade funktionsfähig. Während sich die übrigen Chromosomen zur Metaphase I in die Äquatorialebene einordnen, bleiben die neugebildeten B-Chromosomen entsprechend ihrer ursprünglichen Lage im Kernraum zerstreut. Vielleicht sind sie auch gelegentlich noch zu einer mehr oder minder engen Bivalentbildung mit ihrem homologen Chromosomenpartner befähigt, von dem angenommen werden muß, daß er nach Einordnung in die Metaphaseplatte zusammen mit den regulären Chromosomen an einen der Pole wandert. Einer der beiden Tochterkerne erleidet dadurch einen Chromosomenverlust und wird hypohaploid. Die B-Chromosomen werden zufallsgemäß verteilt und spalten sich in der Telophase I längs. Der zweite Teilungsschnitt verläuft nach dem gleichen Schema wie in Abb. 10. Ohne erneute Längsteilung werden die Spalthälften der B-Chromosomen nach endgültiger Trennung in der Anaphase II in die Gonenkerne übernommen. Aus der Reduktionsteilung resultieren dann bei einer tetraploiden Pflanze unter Annahme einer 1:1-Verteilung der B-Chromosomen zwei Zellen mit 16 + 1 und zwei mit 15 + 1. Die beiden hypohaploiden von ihnen dürften steril bleiben, während die beiden anderen befähigt sind, die neugebildeten B-Chromosomen auf die Nachkommenschaft zu übertragen.

Eines der Hauptargumente für diese Hypothese ist die frappierende Übereinstimmung in Form, Größe und Verhaltensweise der überzähligen mit den normalen B-Chromosomen. Dadurch wurde überhaupt erst der Anstoß gegeben, beide prinzipiell als etwas Gleiches zu betrachten und eine Theorie über die Entstehung der B-Chromosomen darauf aufzubauen. Nach dem in Abb. 14 gegebenen Schema kann die Neubildung von B-Chromosomen nur paarweise erfolgen, denn aus der „misdivision" eines kleinen, fast isobrachialen Chromosoms gehen stets zwei Bruchstücke hervor. Ihre theoretisch zwar geforderte, aber in der Meiosis nicht nachweisbare telozentrische Struktur würde durchaus den an somatischen Stadien gewonnenen Vorstellungen von einem terminalen Centromer entsprechen. Es ist jedenfalls zu erwarten, daß Pollenmutterzellen mit überzähligen B-Chromosomen stets 2 solcher Neubildungen aufweisen. Das scheint in der Tat der Fall zu sein; denn in 23 von insgesamt 51 vorliegenden Fällen konnte es mikroskopisch nachgewiesen oder zumindest als sehr wahrscheinlich angesehen werden.

Diese Tatsache, daß in etwa der Hälfte aller Fälle *zwei* überzählige B-Chromosomen vorliegen, scheint mir eine wesentliche Stütze für die theoretische Forderung einer „misdivision" zu sein. Daß die restlichen 28 Zellen nur *eine* derartige Neubildung erkennen ließen, bereitet grundsätzlich keine Schwierigkeiten, denn erstens sind auch bei Pflanzen mit 2 normalen B-Chromosomen (32 + 2) keineswegs in allen Pollenmutterzellen nun auch jeweils 2 Einheiten sichtbar; schon allein deshalb nicht, weil leicht eine von ihnen durch die Bivalenten verdeckt wird. Und zweitens kann man vielleicht auch damit rechnen, daß die Fähigkeit zur „co-orientation" in gewissem Grade einem Teil der durch die „misdivision" entstandenen B-Chromosomen noch erhalten bleibt.

Als Durchschnittsverhalten darf man aber wohl annehmen, daß sie nicht mehr in der Lage sind, sich mit dem homologen Partner zu paaren. Worauf diese Asynapsis beruht, bleibt unklar. Möglicherweise entfällt die Metaphasepaarung, weil den nur kurzen Armen Chiasmen fehlen. Darlington (1930) wies ähnliches für die Extrachromosomen von *Fritillaria imperialis* nach. Vielleicht liegt auch eine Desynapsis, eine vorzeitige Lösung ursprünglich vorhanden gewesener Chiasmen, vor. Alle diese ohnehin umstrittenen Fragen werden sich bei *Caltha*, wenn überhaupt, so höchstens an der Diploiden mit 2n = 16 entscheiden lassen, die mir leider nicht zur Verfügung stand[1].

Die theoretisch geforderte Sterilität der im Zuge der B-Chromosomen-Entstehung resultierenden hypohaploiden Pollenkörner findet ihre Bestätigung sowohl in der schon erwähnten Parallelität zwischen der Produktion überzähliger B-Chromosomen und der Ausbildung nicht lebensfähigen Pollens als auch in der Tatsache, daß bisher keine hypotetraploiden Pflanzen gefunden wurden. Bei den Hochpolyploiden dürfen die Verhältnisse anders liegen. Daß bei ihnen B-Chromosomen relativ häufiger vorkommen als bei den Tetraploiden, paßt in den Rahmen der Hypothese; denn mit der Anzahl der Genome ist ja auch die Anzahl der für eine „misdivision" anscheinend besonders geeigneten kleinen Chromosomen gestiegen. Trotzdem aber ist die Pollenfertilität bei ihnen durchschnittlich größer als bei den Tetraploiden (vgl. Abschn. VI, 1). Die Erklärung hierfür ist naheliegend. Je höher der Polyploidiegrad einer Pflanze, um so eher kann ein Chromosomenverlust „verschmerzt" werden; es sind dann offenbar bis zu einem gewissen Grade gleichwertige Ersatzchromosomen in ausreichender Zahl vorhanden, die den sonst meist letal wirkenden Verlust kompensieren. Auf diese günstigen Auswirkungen einer hochgradigen Polyploidie ist schon oftmals von den verschiedensten Forschern verwiesen worden. Es muß auch für *Caltha*

[1] Meine mehrfachen Bemühungen um Zusendung dieser im Botanischen Garten Pisa kultivierten Form hatten keinen Erfolg.

angenommen werden, daß die hypohaploiden Pollenkörner der Hochpolyploiden in den meisten Fällen lebensfähig sind, wenn auch die genetische Qualität des vorlorengegangenen Chromosoms nicht immer die gleiche sein wird. Im Einklang damit steht wiederum die Tatsache, daß im Bereich der hochpolyploiden Chromosomenzahlen alle nur denkbaren gerad- und ungeradzahligen Zwischenwerte gefunden wurden, und zwar mehrfach auch die als hypoheptaploid aufzufassende 55chromosomige Form.

Es bleibt zusammenfassend festzustellen, daß eine ganze Reihe von Argumenten angeführt werden kann, die eine Ableitung der B- von den A-Chromosomen im Sinne des oben besprochenen Schemas wahrscheinlich machen. Das letzte Glied in der Beweiskette, nämlich der Nachweis B-Chromosomen-haltiger Pflanzen in der Nachkommenschaft B-Chromosomen-freier Eltern, steht allerdings zur Zeit noch aus[1]. Als ein wichtiges Gegenargument könnte man die mangelnden mikroskopischen Hinweise über den Verbleib des infolge „misdivision" seines Partners univalent gewordenen Chromosoms ansehen. Doch scheint mir dieser Einwand nicht allzu schwerwiegend, denn auch bei primär ungeradzahligen Formen werden die überzähligen A-Chromosomen ja nicht immer als Univalente sichtbar.

6. Besprechung der Ergebnisse zu IV.

Wenn bisher kaum auf die in letzter Zeit lawinenartig anwachsende B-Chromosomen-Literatur eingegangen wurde, so deshalb, weil die Bezeichnung „B-Chromosom" keineswegs klar umrissen ist und daher auch aus den Literaturangaben die widersprechendsten Ergebnisse entnommen werden können. So werden sich für die meisten der bei *Caltha* vorliegenden Merkmale und Verhaltensweisen der Extrachromosomen sowohl zahlreiche gleichsinnige Ergebnisse zitieren wie auch etliche Gegenbeispiele finden lassen. Man geht wohl nicht fehl, wenn man diese Diskrepanzen zum Teil auf die unterschiedliche Natur und Ontogenese der sich unter dem Sammelbegriff der B-Chromosomen verbergenden Gebilde zurückführt. Eine bindende Definition fehlt; es gibt kein durchgehendes qualitatives Merkmal, das zur Abgrenzung der B- von den A-Chromosomen dienen könnte. Meistens, doch keineswegs immer (u. a. nicht bei *Godetia*, *Clarkia* und *Narcissus*) sind sie wesentlich kleiner als die A-Chromosomen, doch die Größe ist schließlich nur eine quantitative Eigenschaft; und auch die Regel von der Heterochromasie, die nach Tischler (1953) alle *echten* B-Chromosomen auszeichnet, wird mehrfach, nicht nur von *Caltha palustris*, durchbrochen. Das meiotische Verhalten

[1] Im vergangenen Jahre wurden einige tetraploide Pflanzen ohne B-Chromosomen miteinander gekreuzt, wobei als männlicher Elter ein schlechter Pollenlieferant (43% steriler Pollen) diente. Die Mutterpflanzen setzten jedoch in keinem Falle Samen an, so daß die Versuche in den nächsten Jahren fortgesetzt werden müssen.

der B-Chromosomen als ein nur ihnen eigentümliches Charakteristicum heranzuziehen, wäre nur für die Sonderfälle berechtigt, in denen sie im Gegensatz zu den A-Chromosomen univalent bleiben; es verbietet sich im übrigen aber schon deshalb, weil auch diese unter bestimmten Umständen ebenfalls ungepaart zu bleiben pflegen. Für den speziellen Fall von *Caltha palustris* bliebe als Kennzeichen nur das terminale Centromer. Soweit mir bekannt ist, liegen gesicherte Beispiele hierfür bei anderen höheren Pflanzen mit Ausnahme von *Phleum echinatum*, für das Ellerström u. Tjio (1950) ein Chromosomenpaar mit terminalem, aus 4 Kinosomen gebildetem Centromer nachweisen, nicht vor. Zwar können und müssen im Gefolge einer „misdivision" zunächst telozentrische Chromosomen entstehen, doch sollen sie im allgemeinen nach Darlington (1939 u. 1950) instabil sein und durch Chromosomenumbauten häufig in Isochromosomen übergehen.

Man kann vorläufig wohl nur in einem Vergleich sagen, daß die B-Chromosomen hinsichtlich ihrer Definition ähnlich gestellt sind wie die Idioblasten. So wie diese sich durch irgendeine Eigenschaft, gleichgültig, ob morphologischer oder physiologischer Natur, von den Zellen des umgebenden Gewebes abheben, so unterscheiden sich auch die B-Chromosomen durch irgendein oder sogar mehrere Merkmale, sei es die Größe, Färbbarkeit, Centromerlage oder ihr Teilungsverhalten von den A-Chromosomen.

Die von Darlington (1939) als „misdivision" bezeichnete Querteilung eines Chromosoms im Centromer wurde schon verschiedentlich beobachtet; bei *Tulipa* beispielsweise beschrieb sie Upcott (1937). Auch die schon länger bekannten sekundären Typen der Extrachromosomen bei *Datura* (u. a. Blakeslee 1930) dürften in ihrer Entstehungsweise darauf zurückzuführen sein. Darlington betont, daß in den bis dahin näher analysierten Fällen (*Fritillaria*, *Tulipa*, *Pisum*, *Avena* usw.) die „misdivision" in der Anaphase I oder II stattfand. Eine prämeiotische oder in der Prophase I erfolgende Querteilung, wie ich sie für *Caltha* annehme, wurde meines Wissens bisher nicht beschrieben. Es dürfte ferner damit zu rechnen sein, daß ausnahmsweise auch somatische Chromosomen davon betroffen werden. Wenn sich auch bis heute nur wenige Fälle einer nachweisbar erfolgten „misdivision" haben aufzeigen lassen, so wird man doch dieser Erscheinung eine allgemein weite Verbreitung einräumen müssen; denn gerade das „ungeschützte" Centromer gehört neben dem SAT-Faden mit zu den empfindlichsten Abschnitten eines Chromosoms.

Die Tatsache, daß ich bei *Caltha* mindestens 3 morphologisch unterschiedliche Typen von B-Chromosomen fand, wirft die Frage nach ihren Beziehungen untereinander auf. Sind sie aus sekundären Strukturumwandlungen auseinander hervorgegangen, oder verdanken sie ihre Entstehung der „misdivision" verschiedener Chromosomen? Eine

definitive Entscheidung wird sich mikroskopisch nicht treffen lassen. Ich halte jedoch die letztgenannte Möglichkeit für durchaus denkbar, denn es ist nicht einzusehen, warum stets nur das gleiche Chromosom für eine Querteilung prädestiniert sein soll.

Was ganz allgemein die Entstehung der B-Chromosomen anbelangt, ist es a priori naheliegend, an eine direkte Abspaltung von den A-Chromosomen zu denken, wie sie neuerdings auch Bjökman (1951) bei den B-Chromosomen von *Agrostis canina* für möglich hält. Auch sonst hat es nicht an Bemühungen gefehlt, den Nachweis hierfür zu erbringen. So versuchte bereits Gotho (1924), durch Chromosomenmessungen an *Secale cereale* hier eine ganz ähnliche Entstehungsweise der B-Chromosomen nachzuweisen, wie ich sie für *Caltha* wahrscheinlich machen konnte, nämlich durch „misdivision" der A-Chromosomen. Seine Anschauungen wurden jedoch später widerlegt durch die Arbeiten Müntzings und seiner Mitarbeiter, die in zahlreichen Veröffentlichungen über die B-Chromosomen des Roggens (u. a. Müntzing 1949, Lima-de-Faria 1952) letztlich an Hand von Pachytänanalysen zeigen konnten, daß ihre Chromomerenmuster mit keinem der A-Chromosomen-Abschnitte übereinstimmten. Die Frage nach der Entstehung der B-Chromosomen bleibt damit beim Roggen offen wie bei dem nicht weniger gründlich daraufhin untersuchten Mais[1].

Einen ganz besonderen Typ zusätzlicher Chromosomen schildert Fernandes (1949) bei *Narcissus bulbocodium*. Es soll sich dabei um zusätzliche A-Chromosomen handeln, die durch „non-disjunction" entstehen oder in der Nachkommenschaft Diploider × Triploider auftreten. Enthalten die betreffenden Pflanzen gleichzeitig im regulären Chromosomensatz bestimmte mit H bezeichnete Gene, so werden unter der Voraussetzung, daß sie dominant zu wirken vermögen, die überzähligen A-Chromosomen heterochromatisiert. Und zwar nur diese, so daß eine klare physiologische Abgrenzung gegenüber den anderen A-Chromosomen gegeben ist. Ob man aber hier noch von B-Chromosomen sprechen soll, möchte ich trotzdem dahingestellt sein lassen, zumal sie in Größe und Form, von Fall zu Fall unterschiedlich, irgendeinem der euchromatischen A-Chromosomen gleichen. Wir haben es hier fraglos mit einem abweichenden Typ zusätzlicher Chromosomen zu tun, die mit den sonst beschriebenen echten B-Chromosomen nur wenig gemeinsam zu haben scheinen.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir für die zusätzlichen Chromosomen von *Godetia* (Håkansson 1949) und *Clarkia elegans* (Lewis 1951). In beiden Fällen sind sie zwar nicht heterochromatisch wie bei *Narcissus*,

[1] Literaturangaben s. Tischler (1953). Auch im Hinblick auf die an anderen Arten gewonnenen und von mir nicht zitierten Ergebnisse der B-Chromosomenforschung verweise ich auf die ausführlichen Zusammenstellungen Tischlers.

aber ebenfalls von gleicher Größe wie die A-Chromosomen. Ihr B-Chromosomen-Charakter kann nur aus dem meiotischen Verhalten erschlossen werden. Würden sie sich mit dem A-Komplex paaren, müßte man von Trisomen sprechen. Für *Clarkia* konnte ihre Entstehung aus Translokations- oder auch Inversions-Strukturhybriden wahrscheinlich gemacht werden; der endgültige Beweis steht aber auch hier noch aus.

V. Entstehung der eu- und aneuploiden Chromosomenzahlen.

Für die kausalen Zusammenhänge bei der Entstehung der verschiedenen Diploidwerte liefern uns vor allem die Pollenpräparate einen wichtigen Hinweis; nämlich die Tatsache, daß bei der Mehrzahl von ihnen, sowohl den Tetra- wie den Hochpolyploiden, gelegentlich unreduzierte Pollenkörner gefunden werden. Offenbar kommt ihnen bei *Caltha* eine weite Verbreitung unter allen Ploidiestufen zu und, was sehr wichtig ist, sie scheinen den normalen reduzierten Pollenkörnern in der Fertilität nicht nachzustehen. Die künstliche Erzeugung einer hexaploiden Pflanze aus der Kreuzung tetraploider Eltern beweist es. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, daß auch die in der Natur mehrfach beobachteten 48chromosomigen Formen ihre Entstehung der Vereinigung eines reduzierten Gameten (n = 16) mit einem unreduzierten (n = 32) verdanken. Nach der Häufigkeit ihres Auftretens könnte man sogar annehmen, daß sich aus den solcherart entstandenen Formen mit der Zeit stabilisierte Chromosomenrassen herausgebildet haben.

Hat man die allgemeine Verbreitung unreduzierter Gameten erkannt und mißt ihnen eine dementsprechend große Bedeutung für die Evolution der Art bei, so erscheint es berechtigt, lediglich auf der Kombinationsmöglichkeit reduzierter und unreduzierter Gameten aufbauend, ein Bildungsschema für diejenigen 2n-Werte zu entwerfen, die sich auf solchem Wege unmittelbar von den fünf häufigsten Diploidzahlen ableiten lassen (Abb. 15). Wie ersichtlich, werden damit bereits fast alle bis heute bekannt gewordenen geradzahligen Werte erfaßt. Es liegt mir selbstverständlich fern, nun ausschließlich mit diesem einen Entstehungsmodus die Variabilität der Chromosomenzahl erklären zu wollen. Sicherlich ist das prinzipiell nicht der einzige Weg, neue Formen hervorzubringen, sondern daneben dürften, worauf noch weiter unten eingegangen wird, auch andere cytologische Komplikationen der verschiedensten Art eine Rolle spielen. Einer der wichtigsten scheint es mir aber in jedem Falle zu sein. Auch Hagerup (1947) gelangt durch Untersuchungen an *Epipactis*-Arten zu der gleichen Ansicht.

In Abb. 15 sind nur die absolut gesicherten 2n-Werte berücksichtigt worden. Auf 52 und 64, deren Ableitung keinerlei Schwierigkeiten machen würde, habe ich bewußt verzichtet, weil mir ihre Realität vorläufig noch fragwürdig erscheint. In einigen Fällen ergeben sich, rein

rechnerisch, für die abzuleitenden Diploidzahlen zwei Möglichkeiten. Der Vollständigkeit halber sind beide eingezeichnet, obwohl die Kombinationen mit den Gameten der 16chromosomigen Form wenig Wahrscheinlichkeit für sich beanspruchen können.

Einer der interessantesten Werte ist 2n = 56; diese Zahl ist einerseits genau so häufig wie 32, die vielfach als die typische Diploidzahl der Art

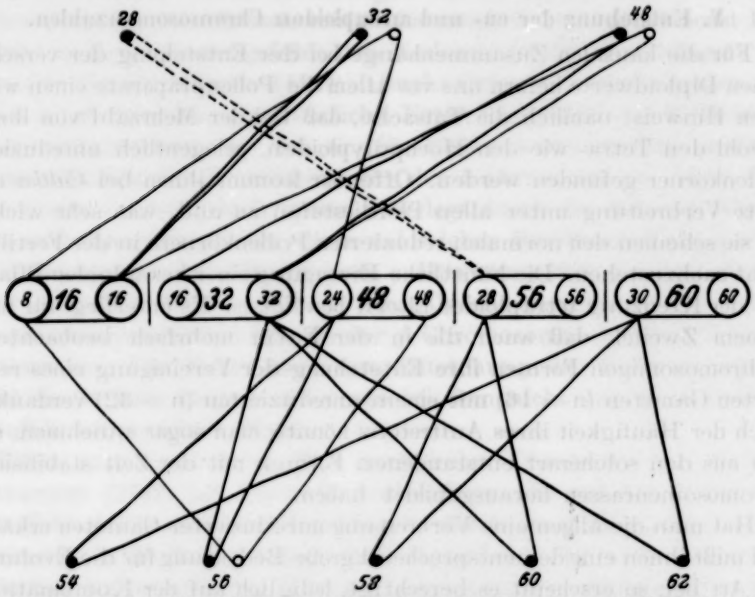


Abb. 15. Schematische Darstellung theoretisch denkbarer Entstehungsmöglichkeiten einiger Diploidwerte. In der mittleren Zahlenreihe als Ausgangsbasis die am häufigsten bei *Caltha* vertretenen 2n-Werte; links von jeder Diploidzahl die normalen reduzierten Gameten, rechts die unreduzierten. Oben und unten die direkt aus ihnen ableitbaren 2n-Werte. Gestrichelte Linie bei 2n = 28: Zwillingspflanze, hervorgegangen aus 56chromosomigen Formen. Bei zwei angegebenen Möglichkeiten dürfte der mit vollem Kreis gezeichneten der Vorzug zu geben sein.

gewertet wird, kann aber andererseits nur als Anorthoploide, also mit gewissen Einschränkungen, auf die Basiszahl 8 zurückgeführt werden. Es erhebt sich die Frage, ob hier nicht 7 als Basiszahl zugrunde liegen könnte; eine Frage, die schon insofern nicht unberechtigt ist, als bei *Ranunculus* tatsächlich diese beiden Basiszahlen nebeneinander gegeben sind. Des weiteren sprächen dafür a) die ungestört verlaufende Meiose der 56chromosomigen Form, b) das Fehlen von Hybriden zwischen 56 und 32, und c) das Vorkommen von Pflanzen mit 2n = 28. Zu diesen Punkten sei im einzelnen noch näher Stellung genommen. Zu a: Auch bei Oktoploiden müßte mit Paarungskomplikationen gerechnet werden; daß sie nicht auftreten, habe ich schon in Abschnitt IV,1 damit zu erklären versucht, daß sich im Laufe einer langen phylogenetischen Ent-

wicklung ein genetisches Gleichgewicht eingestellt hat. Zu b: Hybride zwischen 56 und 32 wurden bisher in der Natur nicht beobachtet; anscheinend wird die Erzeugung lebens- bzw. konkurrenzfähiger Bastarde durch einen noch unbekannten Sterilitätsfaktor verhindert. Es liegt aber kein zwingender Grund vor, nicht auch zwischen Tetra- und Oktoploiden eine Kreuzungsbarriere prinzipiell für möglich zu halten. Zu c: Die Diploidzahl 28 wurde von NYGREN (bei A. u. D. LÖVE 1948) publiziert. Nach brieflicher Auskunft des Autors[1] hat er lediglich eine einzige Pflanze mit dieser Chromosomenzahl in der Nähe von Abisko (Schwedisch-Lappland) gefunden. Die an sich gerechtfertigte Ansicht, es könnte sich dabei um die Ausgangsformen für die 56chromosomigen handeln, entbehrt somit jeder gesicherten Grundlage. Ich möchte vielmehr das Gegenteil annehmen und die 28chromosomige Pflanze als einen zufälligen haploiden Zwilling der in Nordschweden weit verbreiteten Rasse mit 56 Chromosomen betrachten.

Eine definitive Beantwortung der Frage, ob bei *Caltha* zwei verschiedene Basiszahlen vorliegen, wird kaum möglich sein, da auch die Idiogramme keine gesicherten Rückschlüsse zulassen. Nach dem oben Gesagten möchte ich mich trotzdem der auch von anderen Forschern vertretenen Meinung anschließen und mit $b = 8$ die 56chromosomigen Formen als Heptaploide deuten. Ihre Entstehung aus der Kombination 24- und 32chromosomiger Gameten (reduziert von $2n = 48$ und unreduziert von $2n = 32$) sieht auch LEONCINI (1952) als wahrscheinlich an.

LANGLET (1932 und 1936) tritt für $b = 4$ ein, und zwar nicht nur bei *Caltha*, sondern auch einem Großteil der übrigen Ranunculaceen. Da jedoch bisher keine Arten mit $2n = 8$ gefunden wurden und die meisten der auf 4 zurückgeführten Diploidwerte genau so gut durch 8 teilbar sind, sehe ich vorläufig keine Veranlassung, dem beizustimmen.

Als Entstehungsmöglichkeit der 60chromosomigen Rassen habe ich ebenso wie LEONCINI die Kombination von $28 + 32$ angeführt. Das steht im Widerspruch zu der Annahme, daß zwischen Tetra- und Hochpolyploiden unter natürlichen Verhältnissen keine erfolgreichen Kreuzungen stattfinden. Es darf aber nicht übersehen werden, daß in diesem Falle von der Tetraploiden ein unreduzierter Gamet beigesteuert worden sein müßte, wodurch das genetische Gleichgewicht vielleicht gewahrt blieb und lebensfähige Nachkommen erzeugt werden konnten. Andererseits könnte man $2n = 60$ auch durch Kreuzung einer Hepta- mit einer meines Erachtens noch hypothetischen Oktoploiden entstanden denken.

Die Ableitung der ungeradzahligen Aneuploiden blieb in Abb. 15 unberücksichtigt. Sie lassen sich zwar jederzeit aus Bastardierungen verschiedener geradzahliger Formen erklären, doch dürften besonders

[1] Auch an dieser Stelle sei nochmals herzlich dafür gedankt.

bei Entstehung dieser Werte, und das gilt sicherlich ebenso für 54, 58 und 62, auch andere Wege eingeschlagen werden. Hier wäre mit Vorrang zu nennen die Bildung hypohaploider Pollenkörner im Zuge einer „misdivision" (s. Abschn. III,5). Auch eine „nondisjunction" einzelner Bivalenter, deren allgemeine Bedeutung für die Evolution neuerdings wieder Hagerup (1947) unterstreicht, oder eine Wiedervereinigung zweier B-Chromosomen bzw. deren Umbildung zu Isochromosomen (Rhoades 1938, Darlington 1940) liegt im Bereich der Möglichkeit, wenn auch das Fehlen aneuploider Formen in der Tetraploidiestufe dagegenspricht. Nach dem Vorkommen beispielsweise 59chromosomiger Pflanzen in Nordschweden und Schleswig-Holstein, wo Rassen mit 2n = 60 bisher nicht gefunden wurden, muß aber angenommen werden, daß sich ein solcher Aneuploidwert sukzessiv aus der Heptaploidiestufe zu entwickeln vermag ohne Einkreuzung höherchromosomiger Formen, also auf einem der eben besprochenen Wege. Sekundär erfolgende Bastardierungen würden die unter den Hochpolyploiden so augenfällige Zahlenmannigfaltigkeit noch erhöhen. Warum allerdings Aneuploide um 2n = 32 nicht vorkommen, bleibt zumindest für die hypertetraploiden unter ihnen unklar.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die seltene, aber anscheinend regelmäßige Ausbildung unreduzierter Pollenkörner, teils in Verbindung mit Bastardierungen, wesentlich zur Entwicklung der zahlreichen Chromosomenrassen beigetragen haben wird und auch heute noch dazu beiträgt; daß daneben aber, und das gilt besonders für die wohl meist instabilen aneuploiden Formen, abgesehen von 2n = 60, zusätzlich noch andere chromosomale Unregelmäßigkeiten die Zahlenvariabilität steigern, so daß damit zu rechnen ist, daß der gleiche Diploidwert bei verschiedenen Pflanzen ganz verschiedenen Ursprungs sein kann.

VI. Beziehungen der Chromosomenzahl zur Morphologie, Verbreitung und systematischen Untergliederung der Art.

1. Chromosomenzahl und Morphologie.

Die intraspezifische Polyploidie bei *Caltha palustris*, die vornehmlich in dem Nebeneinander der als Häufungszentren zu betrachtenden Tetra- und Heptaploidiestufe zum Ausdruck kommt, läßt auch eine mehr oder weniger stark ausgeprägte, unterschiedliche morphologische Differenzierung zwischen diesen beiden Ploidiestufen erwarten. Wäre es doch erstaunlich, wenn eine um fast das Doppelte erhöhte Chromosomenzahl und damit quantitativ grundlegend veränderte genetische Substanz sich nicht auch habituell in der einen oder anderen Weise auswirken würde.

Die den folgenden Ausführungen zugrunde liegende Fragestellung ist damit klar umrissen: Gibt es irgendwelche Merkmale mikroskopischer

oder makroskopischer Art, die eine sichere Unterscheidung zwischen den Tetra- und Hochpolyploiden erlauben?

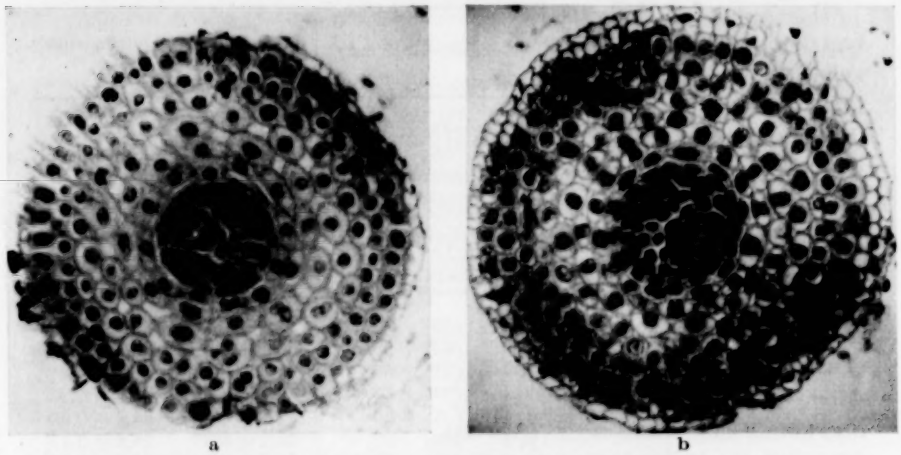
In der Tabelle 10 sind für einen Vergleich der Zellgrößen Spaltöffnungslängen und Pollendurchmesser einiger Tetra- und Hochpolyploider zusammengestellt. Bei der Beurteilung der Durchschnittswerte ergibt sich zwar in beiden Fällen eine ausreichende statistische Sicherung $\left(D > 3 \cdot \sqrt{m_1^2 + m_2^2}\right)$ trotzdem kann im Einzelfalle die Zellgröße nicht als Unterscheidungsmerkmal dienen, da Überschneidungen zwischen den Mittelwerten nicht ausgeschlossen sind.

Tabelle 10. *Spaltöffnungslängen und Pollendurchmesser bei Tetraploiden und Hochpolyploiden.* (Mittelwerte aus jeweils 20 Einzelmessungen.)

Bez.Nr.	2n	Spaltöffnungslänge $M \pm m$ μ	Pollendurchmesser $M \pm m$ μ
36, II (45)	32	45,4 ± 0,81	23,2 ± 0,17
79, I (58)	32	46,3 ± 0,69	22,3 ± 0,31
27 (26)	32	40,1 ± 0,55	
75, I (60)	32 + 1	44,1 ± 0,48	22,3 ± 0,23
17 (25)	32 + 2	46,0 ± 0,61	20,8 ± 0,25
Durchschnittswerte der Tetraploiden		43,4 ± 1,35	22,3 ± 0,42
23, III (43)	55	53,1 ± 0,78	25,2 ± 0,22
12 (67)	56	53,9 ± 0,99	24,3 ± 0,38
21, I (37)	56 + 1	50,3 ± 0,54	24,6 ± 0,28
21, I (37)	56 + 2	46,1 ± 0,57	22,9 ± 0,23
23, II (43)	56 + 5	47,3 ± 0,53	24,6 ± 0,30
9, I (76)	57	50,1 ± 0,67	24,6 ± 0,17
38, VII (52)	57 + 1	51,9 ± 0,94	25,3 ± 0,23
50 (74)	58	43,7 ± 0,82	24,9 ± 0,22
34, II (78)	58 + 1	51,9 ± 0,67	26,3 ± 0,27
34, V (78)	59	49,9 ± 0,83	24,5 ± 0,30
34, VII (78)	59 + 1	46,0 ± 0,73	23,4 ± 0,25
34, I (78)	59 + 6	53,0 ± 1,11	24,6 ± 0,22
2 (86)	60	46,9 ± 0,55	25,5 ± 0,21
84, II (84)	60 + 1	43,2 ± 1,05	24,0 ± 0,23
41 (89)	60 + 3	49,8 ± 0,69	25,9 ± 0,22
84, I (84)	61 + 1	52,3 ± 0,89	25,1 ± 0,19
Durchschnittswerte der Hochpolyploiden		49,3 ± 0,85	24,7 ± 0,21

Bei den Kerngrößen sind die Differenzen erwartungsgemäß beträchtlich. Schon die oberflächliche Beurteilung der Quetschpräparate läßt einen auffallenden Größenunterschied zwischen tetra- und hochpolyploiden Kernen erkennen, wie er auch in den Mikroaufnahmen von Wurzelspitzen-Querschnitten in vergleichbaren Entwicklungsstadien zum Ausdruck kommt (Abb. 16). Das Volumen der Diakinesekerne (Tabelle 11) hat bei den Hochpolyploiden etwa im gleichen Verhältnis zugenommen wie die Chromosomenzahl. Bei der meist engen Verknüpfung von Chromatinmasse und Kerngröße ist dieses Ergebnis unter der bei *Caltha* gegebenen Voraussetzung gleicher Chromosomengröße bei allen Polyploidiestufen naheliegend. In der Tabelle 12 sind noch einmal die Ergebnisse der Zell- und Kernmessungen vergleichend zwischen Tetra- und Hochpolyploiden übersichtlich zusammengefaßt. Die Spaltöffnungen sind mit Erhöhung der Chromosomenzahl durchschnittlich um etwa 14% länger geworden, die Pollenkörner haben ihren Durchmesser um 11%

und das Volumen um 37% vergrößert. Demgegenüber ist das Kernvolumen über das Doppelte angestiegen. Es bleibt daraus zu folgern, daß die Polyploidisierung zu einer Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Kernes geführt hat. Erfahrungen an künstlich polyploidisierten Pflanzen lassen vermuten, daß diese Verschiebung nicht schlagartig, sondern allmählich erfolgte, daß ursprünglich jedoch, das heißt kurz nach der Polyploidisierung, auch die Zellen parallel zum Kern größer als heute waren. Das geht auch schon aus den im Abschnitt IV,4



a b

Abb. 16 a u. b. Wurzelspitzenquerschnitte einer tetraploiden [a: Bez.Nr. 79, I (58) 2n = 32] und einer heptaploiden Pflanze [b: Bez.Nr. 12 (67) 2n = 56]. Vergr. 170 ×.

erwähnten Befunden hervor, daß unreduzierte Pollenkörner ein Volumenverhältnis zu den reduzierten von etwa 3:1 zeigen. Hier hat sich die sonst erst im Laufe von Generationen wirksam werdende Herabregulierung der Zellgröße, die bis heute zu einem Verhältnis von 1,37:1 geführt hat, noch nicht auswirken können. Die Kausalität dieser Erscheinung bleibt unklar; sie ist bei *Caltha* um so erstaunlicher, als die Chromosomengrößen, soweit das nach dem Augenschein an Metaphaseplatten beurteilt werden kann, annähernd gleichgeblieben sind.

Die Abstufungen der Zell- und Kerngrößen zwischen den beiden Hauptpolyploidiegraden fügen sich nur schlecht in die Grundtendenz der an vielen anderen natürlichen Polyploiden gewonnenen Ergebnisse ein. Im allgemeinen scheint bei diesen mit steigender Genomzahl auch die Zellgröße zuzunehmen, andererseits aber häufig eine Chromosomendiminution zu erfolgen. Doch gibt es auch eine ganze Reihe von Gegenbeispielen (vgl. Tischler 1954), die in ihrer verwirrenden Vielfalt der Möglichkeiten die Herausstellung allgemein verbindlicher Regeln unsinnig erscheinen lassen.

Auf die individuell recht unterschiedliche Pollenfertilität bei *Caltha* habe ich schon mehrfach hingewiesen. Die Ergebnisse vergleichender Untersuchungen zwischen Tetra- und Hochpolyploiden sind in Abb. 17 graphisch dargestellt.

Zur Ermittlung der Pollenfertilität dienten Dauerpräparate (Herstellung s. „Material und Methode"). Die Entscheidung über die Lebensfähigkeit der Pollenkörner erfolgte nach den in Abschn. IV,4 gegebenen Gesichtspunkten. Insgesamt gelangten 151 Pflanzen zur Untersuchung, und zwar 80 Tetraploide und 71 Hochpolyploide; die prozentuale Fertilität der Einzelindividuen ergab sich aus der Beurteilung von jeweils 400 Pollenkörnern. Für die graphische Darstellung wurden die Pflanzen verschiedenen Klassenvarianten zugeordnet.

Tabelle 11. *Durchmesser und Volumen der Diakinesekerne bei tetra- und hochpolyploiden Pflanzen* (Mittelwerte aus jeweils 20 Einzelmessungen). Bei Berechnung der Volumen wurde die Kugelform zugrunde gelegt.

Bez.Nr.	2n	Durchmesser $M \pm m$ μ	Volumen $M (\pm m)$ μ^3
24 (40)	32	$11{,}1 \pm 0{,}07$	716,1
32, II (65)	32 + 1	$9{,}9 \pm 0{,}12$	508,1
65, I (31)	32 + 3	$11{,}2 \pm 0{,}11$	735,6
Durchschnittswerte der Tetraploiden		$10{,}7 \pm 0{,}42$	$653{,}3 \pm 72{,}8$
59 (55)	56	$13{,}4 \pm 0{,}13$	1259,8
74 (56)	56	$13{,}6 \pm 0{,}13$	1317,1
41 (89)	60 + 3	$14{,}1 \pm 0{,}13$	1467,8
Durchschnittswerte der Hochpolyploiden		$13{,}7 \pm 0{,}21$	$1346{,}2 \pm 62{,}0$

Es wird ersichtlich, daß die Hochpolyploiden an den Klassen I und II prozentual wesentlich stärker beteiligt sind als die Tetraploiden. Da in den restlichen Klassen die Verhältnisse umgekehrt liegen, sind sie diesen mit einer durchschnittlichen Pollenfertilität von 92% gegenüber 83% deutlich überlegen. Trotz beträchtlicher individueller Schwankungen ist die Differenz zwischen beiden Werten statistisch gesichert. Es kann daher mit Recht gefolgert werden, daß die Erhöhung des Polyploidiegrades bei *Caltha* durch Steigerung der Pollenfertilität zu einer Eigenschaft mit positivem Selektionswert geführt hat, die um so bedeutsamer ist, als die Tetraploiden in dieser Hinsicht durchschnittlich nicht gerade günstig gestellt sind. Bemerkenswerterweise führt dies zu einer Förderung der geschlechtlichen Vermehrung, während man im allgemeinen mit zunehmendem Polyploidiegrad nach der von Gustafsson (1948) aufgestellten Regel eher eine Bevorzugung der asexuellen Fortpflanzung

Tabelle 12. *Zunahme von Zell- und Kerngrößen bei Hochpolyploiden gegenüber den Tetraploiden* (= 100). Bei Berechnung der Volumen wurde die Kugelform zugrunde gelegt.

	Tetraploide	Hochpolyploide
Spaltöffnungslänge	100	114
Pollendurchmesser	100	111
Pollenvolumen	100	137
Kerndurchmesser (Diakinese) . .	100	128
Kernvolumen (Diakinese)	100	206

erwarten sollte. Wie noch weiter unten zu erörtern sein wird, schließt das eine das andere jedoch nicht aus. Die Tatsache der Pollenfertilitätssteigerung ist weiterhin auch deshalb erstaunlich, weil sie für die Gesamtheit der Hochpolyploiden gilt, also unter Einschluß eines hohen Prozentsatzes Aneuploider (ohne die 60chromosomigen rund 34%). Obwohl bei diesen in der Reduktionsteilung Paarungsschwierigkeiten auftreten müssen, bleibt die Erzeugung lebensfähigen Pollens hiervon weitgehend unberührt, denn, wie schon an anderer Stelle ausgeführt, ist das genetische Gleichgewicht offenbar bei den hochgradig Polyploiden auch dann

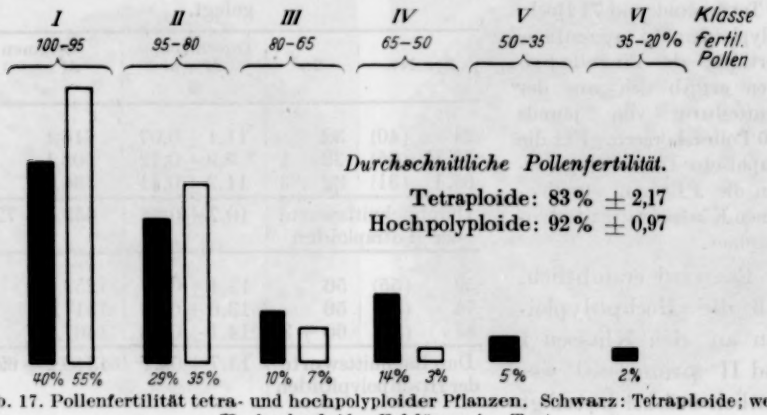


Abb. 17. Pollenfertilität tetra- und hochpolyploider Pflanzen. Schwarz: Tetraploide; weiß: Hochpolyploide. Erklärung im Text.

noch ungestört, wenn einzelne Chromosomen verlorengehen oder zusätzlich auftreten.

Die von Pflanze zu Pflanze, auch innerhalb eines Bultes, zum Teil recht erheblichen Unterschiede im Fertilitätsgrad wurden bereits im Abschnitt über die Entstehung der B-Chromosomen durch die Annahme einer engen Korrelation zwischen Meiosisunregelmäßigkeiten im Zuge der Neubildung von B-Chromosomen und der Erzeugung steriler Pollenkörner zu erklären versucht. Nachzutragen wäre noch, daß Umweltfaktoren den Fertilitätsgrad nicht merklich beeinflussen. Untersuchungen an den gleichen Pflanzen in verschiedenen Jahren führten zu jeweils übereinstimmenden Resultaten.

Da sich unter den zur Ermittlung der Pollenfertilität erfaßten 151 Pflanzen auch 26 mit B-Chromosomen befinden, liegt es nahe, diese mit der Gesamtheit der B-Chromosomen-freien, ohne Rücksicht auf die Polyploidiestufe, zu vergleichen. Das Ergebnis ist bemerkenswert: die Pflanzen mit B-Chromosomen besitzen eine durchschnittliche Pollenfertilität von 93% ± 1,32, die ohne nur eine von 86% ± 1,51. Auch in diesem Falle ist die Differenz zwischen den Werten statistisch noch ausreichend gesichert. Hieraus nun weittragende Schlußfolgerungen abzu-

leiten, halte ich jedoch für verfehlt. Immerhin bleibt festzustellen, daß bei den von mir untersuchten Pflanzen die Anwesenheit von B-Chromosomen sich positiv auf die Pollenfertilität auswirkt.

Habituell erweist sich *Caltha palustris* als hochgradig polymorph. Das hat seinen Niederschlag gefunden in einer starken systematischen Aufgliederung in zahlreiche Unterarten und Rassen. Es wäre unter diesen Verhältnissen überraschend, wenn die Polymorphie nicht auch in Beziehung zu den nicht weniger variablen Chromosomenzahlen gesetzt werden könnte. Ich habe mich Jahre hindurch bemüht, die verschiedensten morphologischen Daten der mir zur Verfügung stehenden Pflanzen zu notieren und für 1953 dann die Ergebnisse, vergleichend zwischen Tetra- und Hochpolyploiden, ausgewertet. Da alle Pflanzen unter den gleichen Kulturbedingungen gehalten wurden, ließ sich nachweisen, daß die für die Diagnose der Unterarten und Formen gebräuchlichen Merkmale wie Form, Größe und Anzahl der Balgfrüchte, Blüten und Blütenblätter, Farbe der Blüten, Höhe und Lage der Sprosse, Größe und Form der Blätter, Beschaffenheit der Blattränder, Länge der Blatt- und Blütenstiele und noch weitere genetisch bedingt sind. Zu ganz ähnlichen Ergebnissen gelangten Marsden-Jones u. Turrill (1952) bei dem auch habituell *Caltha* sehr nahestehenden *Ranunculus ficaria*. Ein Teil der angeführten Merkmale, vor allem solche, die sich auf die Organgrößen beziehen, sind allerdings mehr oder weniger umweltlabil und außerdem vom Alter der Pflanzen und ihrer jeweiligen Entwicklungsphase abhängig. Sie sind daher für die systematische Zuordnung wildwachsender Exemplare nur bedingt verwertbar.

Das Diagramm in Abb. 18 zeigt die schematische Darstellung einiger morphologischer Charaktere und des Blühbeginns vergleichend zwischen Tetra- und Hochpolyploiden. Es läßt erkennen, daß alle hier berücksichtigten Merkmale von einer erheblichen Variationsbreite sind, die in ihrem Ausmaß für beide Ploidiestufen etwa gleich ist. Da auch ihre Mittelwerte sich annähernd decken, ist es klar, daß keine dieser morphologischen Eigenheiten für eine makroskopische Unterscheidung der Tetra- von den Hochpolyploiden herangezogen werden kann. Das gilt ebenfalls für zahlreiche weitere, im Diagramm nicht dargestellte Merkmale, unter denen noch ausdrücklich die Blütenfüllung erwähnt sei, das heißt für *Caltha* die Ausbildung von mehr als 5 Blumenblättern. Derartige als var. *semiplena* zu bezeichnende Typen kommen in der Natur relativ häufig vor. Auch diese Eigenschaft scheint in der Regel erblich fixiert zu sein, tritt aber sporadisch auch bei sonst normalblütigen Formen auf. Eine Bindung an den Polyploidiegrad war unter meinem Pflanzenmaterial nicht zu beobachten; so wurden im Jahre 1953 insgesamt 56 *semiplena*-Individuen festgestellt, von denen 35 tetra- und 21 hochpolyploid sind. Für eine var. *plena* aus dem Botanischen Garten Innsbruck [Bez.Nr. 80 (85)] zählte ich $2n = 59$.

Selbst in der Wachstumsgeschwindigkeit (in Abb. 18 unter VI als Blühbeginn ablesbar), von der man nach Erfahrungen an anderen Arten (u. a. LÖVE 1944) vermuten könnte, daß sie bei den Hochpolyploiden verlangsamt ist, ergeben sich keine wesentlichen Differenzen gegenüber den Tetraploiden. Gleiches gilt, wie aus Abb. 18 unter I ersichtlich, für

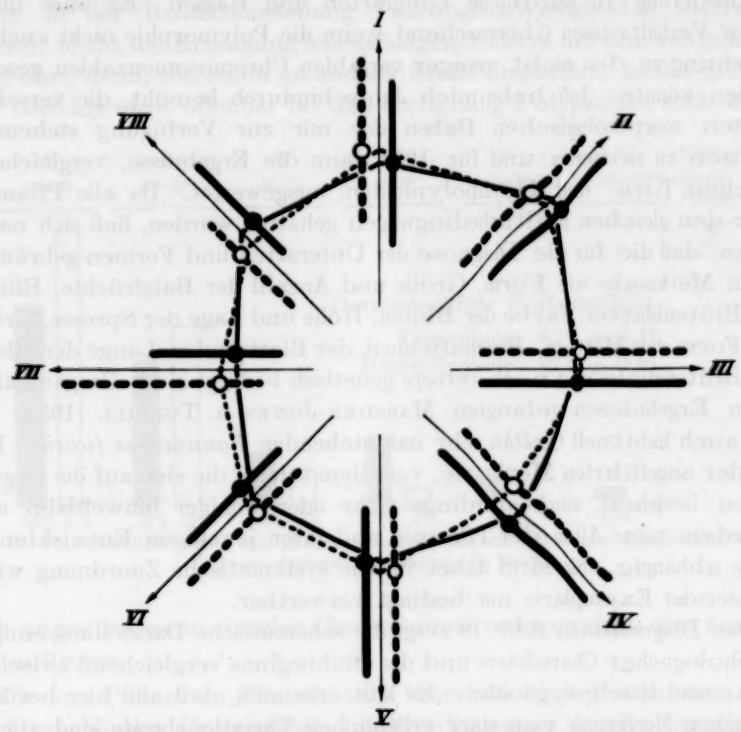


Abb. 18. Vergleichende schematische Darstellung einiger morphologischer Merkmale und des Blühbeginns bei Tetraploiden und Hochpolyploiden. Offener Kreis und gestrichelte Linie: Mittelwert und Variationsbreite der Tetraploiden (72 Pflanzen). Voller Kreis und ausgezogene Linie: Mittelwert und Variationsbreite der Hochpolyploiden (63 Pflanzen). I Größe, II Zähnung der grundständigen Blätter, III Anthocyangehalt, IV Länge der Blütenstiele, V Blütendurchmesser, VI Blühbeginn, VII Anzahl der Carpelle, VIII Länge der Balgfrüchte. Die Variationsbreite, bezogen auf Tetra- *und* Hochpolyploide, beträgt für V 29—55 mm, VI 7. 4. bis 13. 5. (1953), VII 5—24 und VIII 5—17 mm. — Die unter I—IV aufgeführten Merkmale wurden lediglich nach dem subjektiven Eindruck mit Zahlen von 1—8 oder weniger bewertet, die unter V—VIII aufgeführten exakt errechnet. Nach außen, in Pfeilrichtung, Zunahme bzw. Verstärkung des betreffenden Merkmals (für VI jahreszeitlich späterer Blühbeginn).

die Größe der Pflanzen. Die von LEONCINI (1951) in ihrer ersten *Caltha*-Arbeit etwas voreilig gezogene Schlußfolgerung, daß in der Diploidiestufe das Größenoptimum bei *Caltha* erreicht wird, ist nicht stichhaltig. In ihrer zweiten Veröffentlichung (1952), in der unter anderem von einigen besonders großwüchsigen hochpolyploiden Pflanzen aus den Alpen berichtet wird, hält sie diese Theorie auch nur noch unter gewissen

Einschränkungen für wahrscheinlich richtig. Im übrigen basiert ihre Ansicht auf einem Vergleich von Gartenformen[1] mit Pflanzen von natürlichen Standorten, was bei umweltlabilen Merkmalen sehr leicht zu falschen Vorstellungen führen kann.

Einer Ergänzung bedürfen meines Erachtens die in den gebräuchlichen Florenwerken zu findenden Angaben über die Anzahl der Carpelle: 5—8, 5—10 oder auch 5—13. Bei mehreren der von mir kultivierten Pflanzen zählte ich dagegen über 15, in einem Falle maximal sogar 24. Auch in der Wuchshöhe decken sich die Florenangaben (höchstens bis 60 cm) nicht mit meinen Beobachtungen. So fand ich an natürlichen Standorten nicht selten Pflanzen von über 70 cm Höhe, ohne daß dies auf Vergeilungserscheinungen zurückzuführen gewesen wäre.

Daß die B-Chromosomen ohne Einfluß auf den Phänotyp sind, ist eigentlich selbstverständlich. Denn da bei *Caltha* schon eine Vervielfachung ganzer A-Chromosomen-Sätze keine merkliche morphologische Veränderung mit sich bringt, wäre es sehr erstaunlich, wenn sich für die B-Chromosomen eine solche Einflußnahme nachweisen ließe. Auch bei anderen Species, selbst bei *Secale*, wo sie vorwiegend euchromatisch sind, gelten sie als inert oder höchstens subinert. Es hat sich bei *Caltha* auch tatsächlich in keinem Falle eine Korrelation zwischen B-Chromosomen und Merkmalsprägung aufdecken lassen. Dabei ist jedoch zu beachten, daß eine lediglich quantitative Wirkung — nehmen wir einmal an, daß es, obwohl sehr unwahrscheinlich, durch Häufung von B-Chromosomen dazu kommen könnte — wegen der hochgradigen Polymorphie der Pflanzen auch kaum in Erscheinung treten würde.

In einer abschließenden Betrachtung zum Thema „Chromosomenzahl und Morphologie" komme ich auf die vegetative Vermehrung zu sprechen. Sie kann bei *Caltha* auf zweierlei Art und Weise erfolgen:

1. können junge Pflanzen aus kurzen Seitenorganen des Rhizoms[2] hervorgehen. Anfänglich noch mit der Mutterpflanze verbunden, werden sie später nach homorhizer Bewurzelung und Absterben des Verbindungsstückes selbständig. Diese Vermehrungsweise ist sehr häufig zu beobachten und sowohl bei Tetra- wie auch Hochpolyploiden weit verbreitet.

Es würde den Rahmen der Arbeit überschreiten, im einzelnen auf die äußerst verwickelten und schwer übersehbaren Gestaltungs- und Wachstumsverhältnisse bei den Rhizomen einzugehen. Sie sind keineswegs

[1] Die von LEONCINI erstmals beschriebenen Diploiden (2n = 16), deren Herkunft unbekannt ist, werden mindestens schon seit 1867 im Botanischen Garten Pisa kultiviert. An natürlichen Standorten wurden sie bisher nicht gefunden.

[2] Die Bezeichnung „Rhizom" oder „Wurzelstock" wird beibehalten, obwohl die Grundachsen bei *Caltha* definitionsgemäß nur schwer zu klassifizieren sind. Sie besitzen weder eindeutige Rhizom-, noch Zwiebel-, noch Knollenmerkmale, sondern stellen Übergangs- bzw. Sonderbildungen dar (TROLL 1937).

einheitlich bei allen Pflanzen; offenbar erstreckt sich die Polymorphie der Art auch auf die unterirdischen Teile. Das ist jedoch bisher kaum beachtet, jedenfalls nicht für die systematische Aufgliederung der Art herangezogen worden, obwohl sich hier vielleicht bessere Kriterien ergeben als beim oberirdischen Sproßsystem. So möchte ich nur am Rande erwähnen, daß ich neben dem gedrungenen, vertikal orientierten Hauptrhizomtyp auch in einigen Fällen, und zwar ausschließlich bei Pflanzen (tetra- *und* hochpolyploiden) aus den Alpen, längere, auffallend schwere, plagiotrop orientierte Wurzelstöcke fand mit mehreren homorhiz bewurzelten, gleichzeitig nebeneinander wachsenden oberirdischen Trieben.

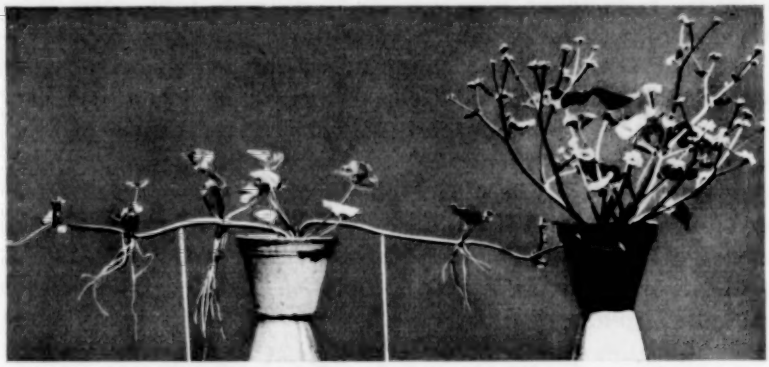


Abb. 19. Fruchtende Pflanzen; rechts mit aufrechten Sprossen [Bez.Nr. 28 (16) 2 n = 32], links mit niederliegenden, an den Knoten wurzelnden Sprossen [Bez.Nr. 77 (13) 2 n = 56].

2. können junge Pflanzen an den Knoten niederliegender Blütensprosse entstehen (Abb. 19). Eine derartige Vermehrungsweise kommt selbstredend nur für die Pflanzen in Betracht, die zu den gemeinhin als *procumbens* (= *decumbens*) und *radicans* (= *minor*) bezeichneten Varietäten gestellt werden, also, wie der Name schon sagt, in ihren anfangs zwar noch aufrechten, später jedoch niederliegenden Sprossen die Voraussetzung hierfür mitbringen. Die Tochterindividuen sind in der nächsten Vegetationsperiode selbständig geworden.

Unter meinem Pflanzenmaterial fand ich bisher 16 Hochpolyploide und 2 Tetraploide, die sich durch eine solche vegetative Fortpflanzung auszeichneten. Leider liegt zu wenig Beobachtungsmaterial vor, um eindeutige Folgerungen ableiten zu können. Selbst die Aussage, die Hochpolyploiden tendieren stärker zu dieser Vermehrungsweise als die Tetraploiden, halte ich schon für gewagt.

Im Zusammenhang mit der vegetativen Vermehrung ergeben sich interessante Ausblicke zur Karyologie eines ganzen Bultes. So kann man die fast horstartig-büschelig erscheinende Wuchsform bei *Caltha* bezeichnen, die nicht selten vor allem bei alten, hohen Pflanzen zutage tritt. Der zur Peripherie des Bultes hin sich bemerkbar machende

Höhenabfall bewirkt ein halbkugelig abgeflachtes Aussehen. Da alle Sprosse annähernd von einem Punkte zu entspringen scheinen, ist man selbst als kritischer Beobachter geneigt, das Ganze als eine Pflanze anzusehen. Gräbt man den Bult aber aus und entfernt die Erde zwischen den Wurzeln, so zerfällt er in eine Vielzahl großer und kleiner Einzelpflanzen mit jeweils eigenen Wurzelsystemen, die untereinander zwar stark verflochten, aber nicht verwachsen sind. Er verdankt seine Entstehung sowohl der vegetativen wie auch der sexuellen Fortpflanzung, denn bei *Caltha* werden die Samen nicht weit im Umkreis verstreut, sondern fallen aus den sich an der Bauchnaht öffnenden Balgfrüchten unmittelbar auf den Boden, bei älteren Bulten also mitten in das Gewirr der zum Teil schon vegetativ entstandenen Sprosse und grundständigen Blätter. Berücksichtigt man nun, daß auf *einer* Wiese Pflanzen mit den unterschiedlichsten Chromosomenzahlen vorkommen und daß wegen der bevorzugten Fremdbestäubung (Knuth 1898) Bastardierungen an der Tagesordnung sind, so leuchtet es ein, daß die Chromosomenzählungen an den Einzelindividuen eines Bultes nicht immer übereinzustimmen brauchen. Tabelle 2 gibt in den Bez.Nr. 17 (25); 21, I (37); 23, I (43); 35 (94); 38, II (52); 55 (38) und 60, I (53) einige Beispiele hierfür.

Es bleibt zusammenfassend zu vorstehendem Abschnitt festzustellen, daß es mir nicht gelungen ist, auch nur ein einziges morphologisches Merkmal, sei es auch noch so geringfügig, aufzudecken, das als Differentialcharakter zur Unterscheidung der Tetra- von den Hochpolyploiden herangezogen werden könnte. Ich glaube auch nicht, daß ein erfahrener Florist und Systematiker, wie ihn Löve (1951) bei solchen Gelegenheiten hinzugezogen haben möchte, zu anderen Ergebnissen gelangen wird, es sei denn, ihm werden nur wenige Exemplare vorgelegt. An einer Vielzahl von Pflanzen aber werden seine Bemühungen infolge der sich auf alle Polyploidiestufen ersteckenden außerordentlichen Merkmalsvariabilität meines Erachtens regelmäßig scheitern. Ich glaube daher auch, mit Recht der von Löve betonten Meinung entgegentreten zu können, daß es höchstwahrscheinlich keine intraspezifische Polyploidiereihe gibt, wenigstens nicht in Nordeuropa, deren Glieder nicht in irgendeiner Weise auch morphologisch unterscheidbar sind. *Caltha palustris* beweist das Gegenteil.

2. Chromosomenzahl und Verbreitung.

Diese Art nimmt aber nicht nur in morphologischer, sondern auch in pflanzengeographischer und ökologischer Hinsicht eine Sonderstellung ein. Wenn auch nicht als eines der im übrigen keineswegs seltenen Gegenbeispiele für die allgemeinen Regeln, die man für das Verhalten der Polyploiden gegenüber ihren Ausgangsformen, vorwiegend an Arten und Gattungen der nördlichen gemäßigten und subarktischen Zone in

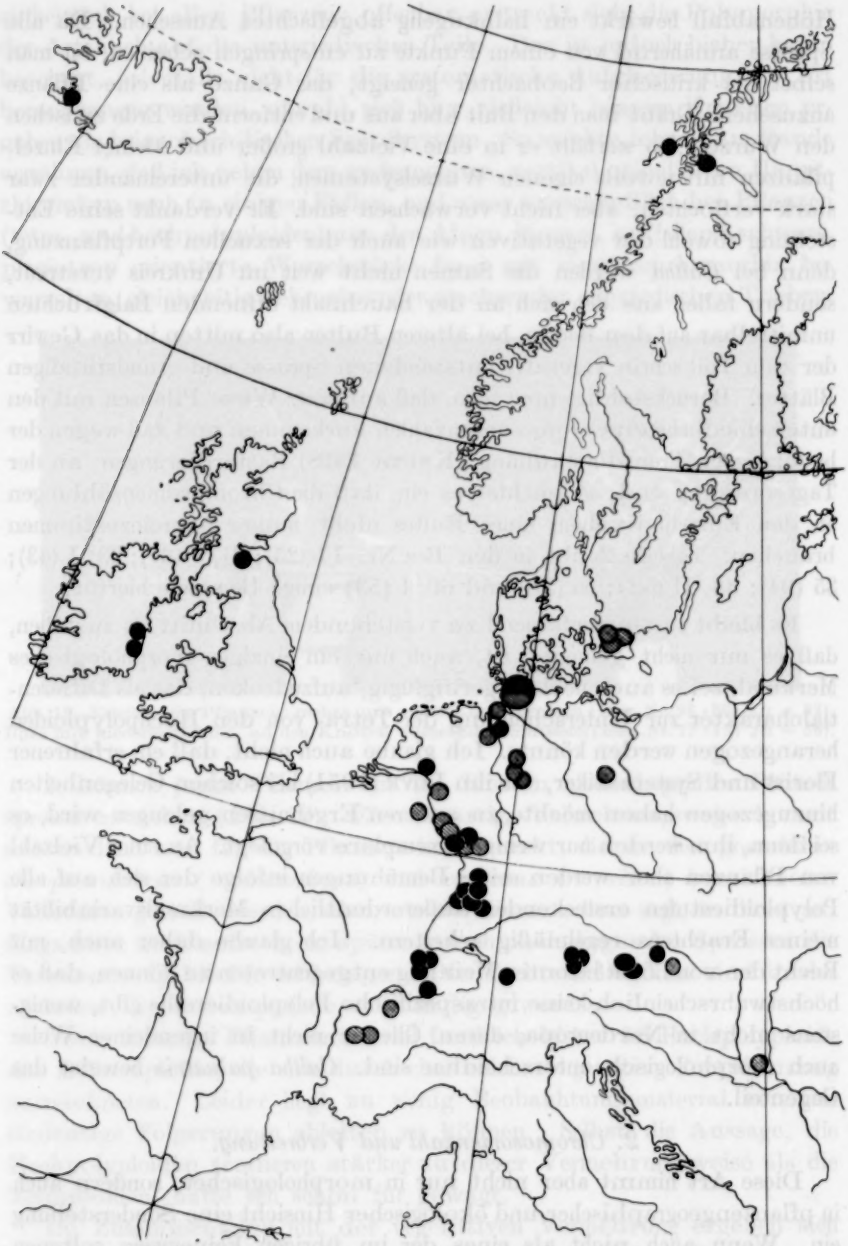


Abb. 20. Verbreitung tetra- (◍) und hochpolyploider (●) Pflanzen in Europa.
(Nach eigenen Untersuchungen.)

der alten und neuen Welt, hat herausarbeiten können, so doch als eine indifferente Species, bei der eindeutige Unterschiede zwischen Tetra-

und Hochpolyploiden fehlen. Die Regeln, auf die sich die nachstehenden Ausführungen beziehen, lauten dahingehend, daß im allgemeinen der Anteil der Polyploiden an der Gesamtflora um so mehr steigt, je nördlicher das Florengebiet gelegen, je extremer der Standort und je höher seine Lage ist. Das bedeutet für die einzelne Art, daß die Polyploiden sehr häufig räumlich von den Diploiden getrennt leben, wenn auch in den Grenzgebieten Überschneidungen der Areale vorkommen.

Betrachten wir zunächst die geographische Verbreitung der Tetra- und Hochpolyploiden, so kann ich mich im wesentlichen darauf beschränken, auf die beiden Karten (Abb. 20 und 21) zu verweisen. Abb. 20 (hier wie auch in der Verbreitungskarte für Schleswig-Holstein sind allein die natürlichen Standorte der von *mir* cytologisch bearbeiteten Pflanzen eingezeichnet) läßt erkennen, daß ihre mitteleuropäischen Verbreitungsareale annähernd von gleicher Ausdehnung sind und auch in ihrer geographischen Lage etwa einander entsprechen. Für Nordeuropa ergibt sich aus der Karte ein anderes Bild, weil mir aus diesen Regionen leider nur wenig Material zur Verfügung stand und dieses sich zufällig ausschließlich als hochpolyploid erwies. Nach Langlet (1954, in litt.)[1] kommen aber auch in Mittel- und Nordschweden Formen mit $2n = 32$ vor, und zwar fand er sie unter anderem im Küstengebiet der Ostsee bei Lulea, etwa 100 km südlich des Polarkreises. Dessen ungeachtet scheint aber doch der dominierende Typ im subarktischen Bereich hochpolyploid zu sein. Er dürfte vornehmlich zur var. *radicans* gehören.

Zum Vorkommen der Chromosomenrassen in Südeuropa liegen nur Angaben von Leoncini (1951 und 1952) und Maugini (1953) für Italien vor. Pflanzen aus dem italienischen Alpengebiet von 5 verschiedenen Wildstandorten zählten $2n = 32$, 56, 58, 60 und 62, aus der Poebene (1 Standort) 48 und dem Apennin (5 Standorte) 32. Nach Leoncini handelt es sich bei den italienischen *Caltha*-Beständen, unter denen alle drei mitteleuropäischen Unterarten (*genuina*, *laeta* und *cornuta*) zu finden sein sollen, um Eiszeitrelikte. Die wenigen Angaben reichen leider nicht aus, um ein abschließendes Urteil über die Verbreitung der Chromosomenrassen fällen zu können. Voraussichtlich werden aber auch im Süden Tetra- und Hochpolyploide, annähernd im gleichen Gebiet verbreitet, nebeneinander vorkommen, ebenso wie es Sokolowskaja u. Strelkova (1938) für Pflanzen mit 32, 48 und 56 Chromosomen aus dem Altai und Pamir nachweisen.

Aus Schleswig-Holstein liegen eigene Untersuchungen an Pflanzen von 43 Standorten vor. Für 12 hiervon wurden Chromosomenzahlen von 55, 56, 57 und 59 ermittelt, für die restlichen 31 $2n = 32$ (Abb. 21). Nicht selten fanden sich beide Ploidiestufen an unmittelbar benachbarten Fundorten. Nach der Karte zu urteilen, hat es den Anschein,

[1] Auch an dieser Stelle sei vielmals für die briefliche Auskunft gedankt.

als ob die Tetraploiden über den gesamten Bereich verbreitet sind, während die Hochpolyploiden vornehmlich im Sandergebiet des Mittelrückens auftreten. Ob sich aber bei noch intensiverer Durchforschung

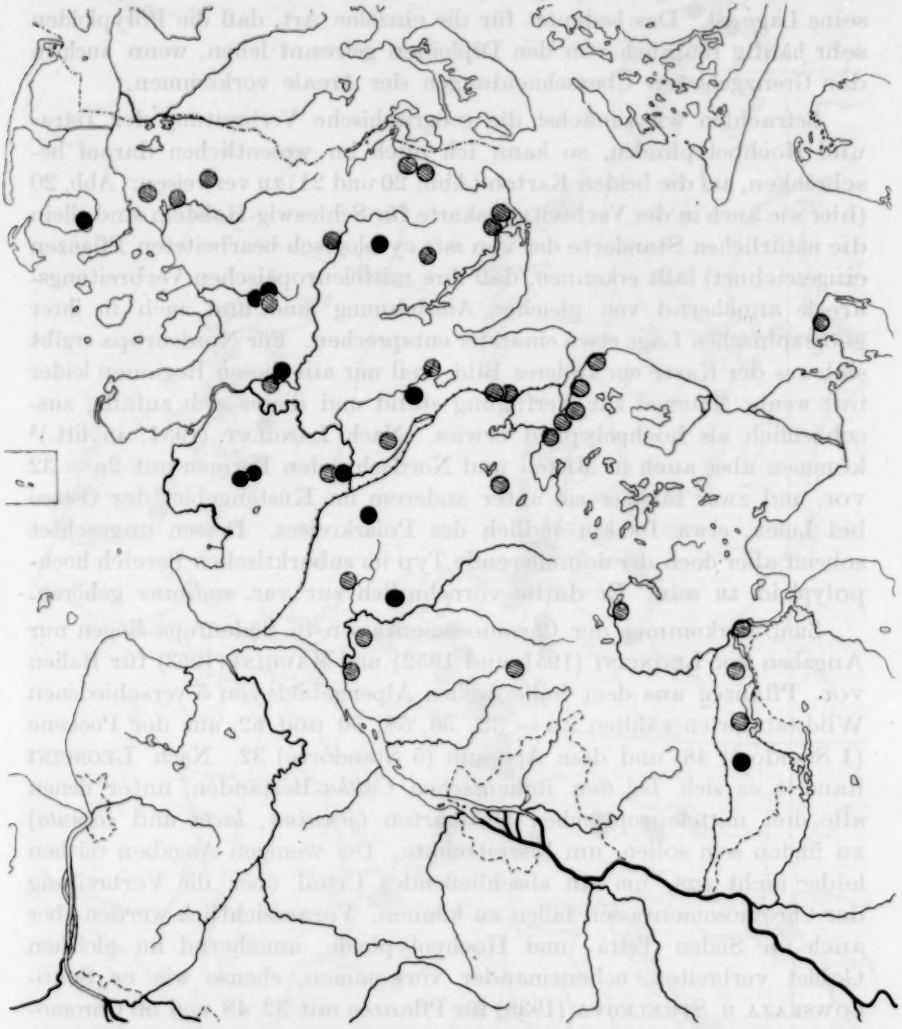


Abb. 21. Verbreitung tetra- (◍) und hochpolyploider (●) Pflanzen in Schleswig-Holstein. (Nach eigenen Untersuchungen.)

des Landes diese Regel aufrechterhalten lassen wird, halte ich für zweifelhaft.

Für die Erörterung des Zusammenhangs zwischen Chromosomenzahl und Höhenlage des Standorts geht man zweckmäßig von Alpenpflanzen aus. Die naheliegende Erwartung, in höheren Gebirgslagen ausschließ-

lich Hochpolyploide anzutreffen, erfüllte sich nicht. Pflanzen mit 2n = 60 [Bez.Nr. 42, I (90) Berner Oberland] und etwa 58 [Bez.Nr. 96 (88) Rhätische Alpen] aus Höhen von etwa 1000 und 1800 m ü. d. M. stehen Tetraploide mit 2n = 32 [Bez.Nr. 64 (91) Haute Savoie] aus etwa 1450 m Höhe gegenüber. Da beide Polyploidiestufen, wie aus der Verbreitungskarte ersichtlich, auch nebeneinander in der norddeutschen Tiefebene beispielsweise vorkommen, kann von einer strengen Bindung der Chromosomenrassen an bestimmte Höhenlagen des Standortes keine Rede sein. Trotzdem erscheint mir, zumal auch LEONCINI (1952) in alpinen Lagen nur Formen mit 2n = 58 und mehr fand, der Schluß berechtigt, daß die hochpolyploiden *Caltha*-Formen den weitaus größten Teil der Alpenpflanzen ausmachen. Systematisch gehören sie wohl überwiegend der Unterart *laeta* an. Wie noch im nächsten Abschnitt auszuführen sein wird, ist diese Subspecies aber keineswegs an eine bestimmte Chromosomenzahl gebunden.

Was den dritten Punkt, die Beziehungen zwischen Polyploidie und Ökologie anbelangt, kann ich für *Caltha* keine exakten Aussagen machen, da mir in den meisten Fällen nur ungenügende Standortangaben vorliegen. Ich habe jedoch einen Teil der schleswig-holsteinischen Pflanzen selbst gesammelt und komme hierfür aus eigenen Anschauungen zu der Feststellung, daß die Chromosomenrassen offenbar keine grundsätzlich unterschiedlichen Ansprüche an die ökologischen Verhältnisse stellen. Um nur einen Faktor herauszugreifen, sei erwähnt, daß einerseits unmittelbar an Grabenrändern, fast im Wasser, und andererseits an höher gelegenen Stellen einer feuchten Wiese, also an zwei Standorten, die eine ganz unterschiedliche Wasserversorgung der Pflanzen bedingen, jeweils sowohl Tetra- wie auch Hochpolyploide beobachtet werden. Eine Beziehung zwischen der Chromosomenzahl und dem Wasserhaushalt des Standortes, wie sie LÖVKVIST (1947) für *Cardamine pratensis*, eine *Caltha* in ihren ökologischen Ansprüchen nahestehende Art, zuerst beschrieb — kurz formuliert, lautet sein Befund: je trockener der Standort, um so kleiner die Chromosomenzahl —, besteht bei *Caltha* nicht.

Zusammenfassend läßt sich für diese Art im Hinblick auf die eingangs erwähnten Faustregeln zur Verbreitung Polyploider folgendes sagen: Tetra- und hochpolyploide Rassen bewohnen gleiche Areale; es bestehen also keine grundlegenden, qualitativen Differenzen in ihren geographischen und ökologischen Ansprüchen. Lediglich das anscheinend dominierende Vorkommen der Hochpolyploiden in subarktischen und alpinen Bereichen läßt sich als quantitative Differenz im Sinne der Regeln deuten.

3. Chromosomenzahl und systematische Untergliederung der Art.

Dem Systematiker und Floristen drängt sich bei Betrachtung der unterschiedlichen Diploidwerte die Frage auf, ob sie in Beziehung gesetzt werden können zu den bei *Caltha* so zahlreichen Unterarten und Rassen. ASCHERSON u. GRAEBNER

(1923—1926) haben die Gesamtart in über 30 Untereinheiten aufgegliedert, wobei allerdings sämtliche geringfügige Abänderungen, wie beispielsweise in der Gestalt der Blätter und der Form der Blattränder Berücksichtigung finden. Die Beantwortung obiger Frage setzt eine einwandfreie Bestimmbarkeit all dieser Formen voraus, und darin liegt meines Erachtens eine unüberbrückbare Schwierigkeit. Bei einem Vergleich nur weniger systematischer Abhandlungen bzw. Florenwerke (Beck 1886, Huth 1892, Hegi 1908—1931, Ascherson u. Graebner 1923—1926, Glück 1936, Dostál 1950, Clapham, Tutin u. Warburg 1952) stellt es sich nicht nur heraus, daß die Unterart- und Rassendiagnosen häufig nicht übereinstimmen, sondern daß sogar innerhalb eines Werkes sich Widersprüche in den Merkmalsbezeichnungen ergeben. Dadurch wird eine sichere Bestimmung der Untereinheiten sehr erschwert, ja in vielen Fällen völlig unmöglich gemacht. Als Beispiel sei nur die Diagnose der verbreitetsten Unterart, *C. palustris* var. *typica* Beck (= *C. palustris* ssp. *genuina* Hegi var. *typica*) angeführt, von der Hegi unter anderem schreibt: „Balgfrüchte aufrecht", Dostál: „Fruchtknoten abstehend", Ascherson u. Graebner: „Balgfrüchte zurückgekrümmt" und an anderer Stelle „Balgfrüchte fast aufrecht" und Huth: „Balgfrüchte zurückgekrümmt-abstehend". Und gerade dieses Merkmal, das Aufrecht- oder Abstehen der Balgfrüchte, ist eines der wichtigsten für die Unterscheidung der verschiedenen Formen. Derartige Unstimmigkeiten ließen sich beliebig um weitere vermehren, vor allem, wenn man auf Zahlenangaben (Länge der Blütenblätter und Fruchtknoten, Höhe der Pflanzen, Anzahl der Carpelle usw.) zurückgreift.

Die größte Schwierigkeit liegt jedoch in den Prinzipien selbst, nach denen die systematische Untergliederung vorgenommen zu werden pflegt. Sie gründen sich im wesentlichen auf Form und Anordnung der Balgfrüchte; entscheidend ist, ob sie am Rücken gekrümmt oder gerade bis fast gerade sind, ob sie aufrecht- oder abstehen und ob der Übergang in den Griffel (Schnabel) plötzlich oder allmählich erfolgt.

Weitere für die Diagnose der Unterarten und Rassen verwertbare Merkmale wurden bereits im Abschnitt VI,1 angeführt. Alle sind von einer beträchtlichen Variationsbreite und finden sich, was sehr wichtig ist, in ihren Extremen und Zwischenformen häufig an Pflanzen eines Standortes, ja sogar an ein und derselben Pflanze vereinigt. So schreibt unter anderem Huth: „Wenn ich unter dieser letzten Art *(C. palustris)* zahlreiche Formen zusammenfasse, die von anderen Autoren als selbstständige Arten aufgefaßt werden, so veranlaßte mich hierzu 1. das gemeinschaftliche geographische Gebiet aller dieser Formen, 2. die zahlreichen Übergangsformen zwischen den einzelnen Typen und 3. die Beobachtung der außerordentlichen Veränderlichkeit der Individuen ein und derselben Gegend. — Ich habe in diesem Frühling viele hundert Individuen auf einer von unseren Oderwiesen immer von neuem in den verschiedenen Entwicklungsstadien beobachtet und mich überzeugt, daß die besonders von Schott, Nyman und Kotschy zur Aufstellung ihrer zahlreichen neuen Arten verwertheten Merkmale, also die Form der Früchte und Gestalt und Berandung der Blätter, durchaus keine artbildenden Unterschiede abgeben können, denn an den Individuen derselben Wiese, ja oft an denselben Individuen fanden sich, außer kleinblüthigen und polysepalen Formen, gerad- und krummfrüchtige, schmal- und breitfrüchtige Individuen, Carpelle mit plötzlich abgesetztem Schnabel und solche, die allmählich in denselben übergingen, dazu ganzrandige, gekerbte und scharf gesägte Blätter, deren Lappen sich theilweise deckten, theilweise in stumpfem Winkel voneinander getrennt waren und deren Quermesser von 2—20 cm schwankte." Eine Stellungnahme, der ich nach meinen Erfahrungen völlig zustimmen muß. Selbst Beck, auf den sich die meisten neueren Floren beziehen, nennt seine 1886 erschienene Arbeit „*Versuch* einer Gliederung des Formenkreises der *Caltha palustris* L." und fügt hinzu, daß er sie als noch nicht

abgeschlossen betrachtet und mancher Verbesserung für bedürftig hält. Es ist jedenfalls nicht zu verkennen, daß die Bestimmung nach den bis heute zur Untergliederung der Art gebräuchlichen Differentialcharakteren in vielen Fällen zu unbefriedigenden Ergebnissen und damit subjektiven Spekulationen führen muß; eine Erkenntnis, die die Verwertbarkeit fremder Bestimmungsangaben leider sehr fragwürdig erscheinen läßt.

Man gewinnt allgemein beim Literaturstudium den Eindruck, daß die systematische Aufgliederung des Formenkreises vorwiegend nach Herbarexemplaren erfolgte und daß heute eine Neugliederung dringend erforderlich ist, und zwar zweckmäßig unter Einziehung eines Großteiles der bisherigen Formen und Spielarten. Denn es ist kaum einzusehen, daß nur deshalb, weil die Veränderlichkeit der Merkmale bei *Caltha* besonders augenfällig ist, im übrigen aber jedes Merkmal, gesondert an Hunderten von Individuen betrachtet, zur Aufstellung einer normalen Binomialkurve dienen könnte, nun jeder Abschnitt dieser Kurve, etwa Klassenvarianten entsprechend, als eigene Untereinheit geführt wird.

Wenn man, den Schwierigkeiten der systematischen Gliederung der Art Rechnung tragend, überhaupt klären will, ob bestimmten Untereinheiten bestimmte Chromosomenzahlen zuzuordnen sind, so beschränkt man sich tunlichst auf die drei mitteleuropäischen Unterarten *genuina*[1], *cornuta* und *laeta* (Hegi 1908—1931). Selbst zwischen diesen dreien schon sind die Übergänge fließend, alle weiteren Untergliederungen der Subspecies in Rassen, Varietäten und Spielarten sind jedoch so fragwürdig, daß sich für sie eine eigene Betrachtung erübrigt.

Die einzige Unterart neben der ssp. *genuina*, die ich unter meinem Pflanzenmaterial einwandfrei zu bestimmen vermochte, ist die ssp. *laeta*. Als mit Sicherheit hierzu gehörig wurden die mit nachstehenden Nummern gekennzeichneten Pflanzen (vgl. Tabelle 2) erkannt: 2 (86); 34, I—VII (78); 35 (94); 42, I und II (90); 64 (91) und 83, I und II (83). Bei zahlreichen weiteren ist ihre Zugehörigkeit zur ssp. *laeta* zwar wahrscheinlich, aber nicht sicher, da — wie nochmals betont sei — Übergangsformen jeden Grades zur ssp. *genuina* vorkommen, deren Einordnung in eine der beiden Unterarten kaum möglich ist. Die ssp. *laeta* zeichnet sich durch am Rücken gerade bis fast gerade Balgfrüchte aus, die bei der Reife aufrecht stehen und einander mehr oder weniger genähert bleiben. In Mitteleuropa scheint ihr Vorkommen nach unseren heutigen Kenntnissen auf die Alpen und vorgelagerten Gebiete beschränkt zu sein. Bei dieser Unterart fanden sich mit Sicherheit folgende Chromosomenzahlen (2n): 32, 32 + 3, 57, 58 + 1, 59, 59 + 1, 59 + 6 und 60; außerdem bei Pflanzen, deren Stellung zu dieser Subspecies zwar sehr wahrscheinlich, aber nicht ganz sicher ist, zusätzlich noch 56, 60 + 3 und 61 + 1. Auffallend ist, daß alle von mir beobachteten Chromosomenrassen mit 2n = 60 bzw. 61 (B-Chromosomen nicht berücksichtigt) zur ssp. *laeta* gehören; aber nicht alle *laeta*-Pflanzen haben, wie aus den oben angeführten Zahlenangaben hervorgeht, 2n = 60 oder mehr.

Zu prinzipiell ähnlichen Ergebnissen gelangte ich bei der Unterart *genuina*. Auch hier wieder finden sich gemeinsam Tetra- und auch Hochpolyploide mit den verschiedensten 2n-Werten. Gleiches berichtet Leoncini (1952) für Pflanzen aus Italien und den Alpen.

Die dritte europäische Unterart, ssp. *cornuta*, habe ich nicht mit Sicherheit unter meinen Pflanzen bestimmen können. Lediglich einige Exemplare aus Schleswig-Holstein und dem Siebengebirge könnten nach der Form ihrer Balgfrüchte

[1] Um Verwechslungen mit dem Formenkreis bzw. der Gesamtart *C. palustris* auszuschließen, habe ich für den Typus der Art (Leitart), die sonst häufig mit ssp. *palustris* oder *C. palustris* im engeren Sinne bezeichnete Unterart bzw. Art innerhalb des Formenkreises, mit Hegi die Bezeichnung ssp. *genuina* gewählt.

hierher gezogen werden. Über die geographische Verbreitung dieser Subspecies scheinen Unklarheiten zu bestehen; so soll sie in Europa nach Ascherson u. Graebner und Glück lediglich im östlichen und südöstlichen Tiefland vorkommen, nach Clapham, Tutin u. Warburg dagegen auch zwischen dem Typus der Art (= ssp. *genuina*) in England.

Ähnliche Unsicherheiten in der Bestimmung ergaben sich für die nordeuropäische var. *radicans* (= *C. radicans* T. F. Forster, = *C. palustris* var. *C. minor* Beck), die im allgemeinen eng an die ssp. *genuina* angeschlossen oder auch als eigene Unterart geführt wird. Als spezifisches Merkmal gilt für sie unter anderem der niederliegende Stengel, der bei alten Pflanzen an den Knoten wurzelt. Das soll jedoch auch bei einer anderen Varietät der ssp. *genuina* auftreten, nämlich der als *procumbens* oder *decumbens* bezeichneten. Sie von der var. *radicans* zu unterscheiden, ist mir aber nicht möglich gewesen, so daß ich in diesem Falle wie auch bei der ssp. *cornuta*, für die Leoncini (1951) die Diploidzahl (2n = 16) fand, auf eine Auswertung der Chromosomenzahlen verzichten muß. Es sei jedoch nochmals auf die bereits weiter oben besprochene Tatsache hingewiesen, daß unter meinen an den Knoten wurzelnden Pflanzen (ob var. *radicans* oder *procumbens*, sei dahingestellt; alle 18 stammen von Fundorten in Nordeuropa, der südlichste liegt bei Wageningen in Holland) sowohl Tetra- als auch Hochpolyploide waren. Hocquette (1922), dem wir die erste Chromosomenzahl-Angabe über *Caltha palustris* verdanken, gibt für eine von ihm als *C. radicans* Forst. bezeichnete Form zusätzlich noch 2n = 48 an.

Nach dem über die ssp. *genuina* und *laeta* Gesagten ist kaum zu bestreiten, daß die Variabilität der Chromosomenzahl nicht nur für die Species insgesamt gilt, sondern sich auch innerhalb der Unterarten noch bemerkbar macht. Bei *Caltha* liegen demnach die Verhältnisse ähnlich wie bei *Poa pratensis* (Juhl 1952). In solchen Fällen müßte man folgerichtig von einer intrasubspezifischen Polyploidie sprechen. Ihr Vorkommen bei *Caltha* legt es nahe, an einen polyphyletischen Ursprung der Hochpolyploiden zu denken. Diese Möglichkeit erscheint mir durchaus nicht abwegig, denn warum sollten die ursprünglich wohl nur tetraploiden Subspecies *genuina* und *laeta* den Sprung zur Hepta- oder vielleicht auch Oktoploidie nicht beide und unabhängig voneinander getan haben.

4. Besprechung der Ergebnisse zu VI.

Wie die vergleichend-morphologischen Untersuchungen zeigten, sind zur Abgrenzung der Tetra- von den Hochpolyploiden als Differentialcharaktere geeignete Merkmale nicht vorhanden. Das ist zweifellos gegenüber den meisten anderen Artkomplexen mit intraspezifischer Polyploidie ungewöhnlich. Damit wird auch die Sonderstellung verständlich, die *Caltha palustris* hinsichtlich mancher anderen Eigenschaft einnimmt, die sonst ursächlich mit der Chromosomenzahlerhöhung in Zusammenhang gebracht wird, sei es die Förderung der vegetativen Vermehrung und der apomiktischen Fortpflanzung, die bessere Anpassung an extreme Klimate und ungünstige Standorte oder die Ausbreitung über größere Areale. In keinem dieser Punkte heben sich die Hochpolyploiden von den Tetraploiden ab. Es erübrigt sich daher auch, auf die neuerdings wieder von Straub (1953) unter diesen Gesichtspunkten zusammenfassend referierten Ergebnisse der Polyploidieforschung näher einzugehen.

Zeigen schon die verschiedenen Euploidiestufen keine erkennbaren Differenzen, so gilt das naturgemäß um so mehr für die Aneuploidformen.

Sie wären mit TISCHLER (1954) daher besser als Dysploide zu bezeichnen, für die sie geradezu als Musterbeispiele gelten können; denn TISCHLER grenzt „alle diejenigen Species, bei denen die Chromosomenzahl so wenig fixiert erscheint, daß sich nebeneinander Individuen vorfinden, deren Chromosomenzahlen in starkem Umfange differieren, ohne daß man dabei äußerlich einen wesentlichen Unterschied im Habitus wahrnehmen kann", als Dysploide gegenüber den im engeren Sinne Aneuploiden ab, bei denen Veränderungen in der Chromosomenzahl mit morphologischen Besonderheiten parallel gehen. Leider sind bei *Caltha* Aneuploide bisher nur unter den Hochpolyploiden bekannt; es wäre unter Umständen sehr aufschlußreich, ihre Auswirkungen auf den Phänotyp bei der Diploidiestufe zu erforschen.

Im Zusammenhang mit den vergeblichen Bemühungen, die Chromosomenrassen mit bestimmten systematischen Untereinheiten zu identifizieren, sei noch in wenigen Worten auf die von LÖVE (1951) postulierte taxonomische Wertschätzung der Polyploiden eingegangen. Er möchte der Chromosomenzahl, im besonderen den verschiedenen Euploidiestufen, generell einen größeren systematischen Wert beimessen, als es gemeinhin üblich ist. So fordert er, alle auf euploide Reihen zurückführbaren, bisher intraspezifischen Chromosomenrassen als eigene Arten zu werten, sofern sie sich, wenn auch nur geringfügig, äußerlich voneinander unterscheiden lassen. Da er von der bisher noch unbewiesenen Annahme ausgeht, daß auch in den Fällen, in denen Gegenteiliges berichtet wird, sich bei eingehender floristischer Prüfung Unterscheidungsmerkmale zwischen den Ploidiegraden finden lassen werden, erhebt er diese Forderung für alle Arten, bei denen intraspezifische Polyploidie beschrieben wurde. Er führt auch eine Reihe von Species an, bei denen eine solche Aufspaltung tragbar erscheinen würde. Sie jedoch generell zu fordern, hieße, ganz abgesehen davon, daß bei *Caltha* die hypothetische Voraussetzung hierfür, nämlich das Vorhandensein von Unterscheidungsmerkmalen fehlt, die ohnehin schon große systematische Konfusion bei dieser Art noch mehr steigern. Es sei denn, man wäre so konsequent, auf alle bisherigen systematischen Untergliederungen zugunsten der neuen, auf chromosomaler Grundlage erfolgenden zu verzichten.

Das wäre sicherlich überspitzt, würde aber andererseits manchen Gewinn bringen. Denn es mutet doch geradezu paradox an, daß Bastardierungen zwischen verschiedenen Unterarten jederzeit möglich sind (vgl. Tabelle 7, Krz.Nr. 13), Kreuzungen zwischen verschiedenchromosomigen Formen (32×56) der gleichen Unterart aber nicht vorzukommen scheinen. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, wäre man fast geneigt, gewissermaßen noch über die LÖVEsche Ansicht hinaus, auch in den Fällen, wo Polyploidierassen in ihrer äußeren Morphologie übereinstimmen, von verschiedenen systematischen Taxa, zumindest Unter-

arten zu sprechen; denn wenn diese Polyploidierassen habituell auch nicht zu unterscheiden sind, so besteht doch ein tiefgreifender morphologischer Unterschied in der Zahl der Chromosomen zwischen ihnen. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, daß, wenn dieses Merkmal nicht auf mikroskopischem, sondern makroskopischem Gebiet liegen würde, niemand die Rechtmäßigkeit der Unterscheidung guter Arten bestreiten würde, zumal zwischen den zur Diskussion stehenden Polyploidierassen auch keine Fortpflanzungsgemeinschaft besteht. Auch aus Zweckmäßigkeitsgründen brauchte man prinzipiell nicht davor zurückzuschrecken, sie als selbständige Species zu betrachten, denn schließlich, man denke nur an die Thallophyten, sind Differentialcharaktere zwischen Arten auch sonst häufig nur unter dem Mikroskop erkennbar. Ich möchte mit diesen Gedankengängen keineswegs einseitig Stellung nehmen, sondern nur am Beispiel der Gattung *Caltha* zeigen, welche Schwierigkeiten einer logischen Abgrenzung der niederen systematischen Taxa untereinander im Wege stehen.

Abschließend sei noch kurz die grundsätzliche Frage angeschnitten, ob es überhaupt statthaft ist, die Verhältnisse bei *Caltha palustris* im Zusammenhang mit dem Polyploidieproblem heranzuziehen. Denn die Untersuchungen basieren hier auf der Gegenüberstellung Hochpolyploider, das heißt in diesem Falle meist Heptaploider, mit Tetraploiden. *Beide* Vergleichspartner sind also bereits polyploid. Wenn man sich aber der Relativität der Begriffe „diploid" und „polyploid" bewußt ist, muß man die Frage bejahen. Täte man es nicht, beharrte vielmehr unter allen Umständen auf einem Vergleich mit der vermeintlichen Diploidiestufe, so hieße das die gesamte Polyploidieforschung in ihren Grundlagen erschüttern, weil sie in ihren Voraussetzungen auf subjektiv empfundenen und relativen Begriffen aufbaut. Letztlich geht es ja auch im Prinzip nicht um die Erkenntnis, welche Veränderungen speziell beim Übergang von der Diploidie- zur Polyploidiestufe auftreten, sondern in welcher Weise die Pflanzen ganz allgemein auf eine Vervielfachung der Genomzahl reagieren.

VII. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Für *Caltha palustris* L. von 90 Wildstandorten Mittel- und Nordeuropas wurden 11 verschiedene eu- und aneuploide Chromosomenzahlen ermittelt (s. Tabelle 1, S. 206/207); zusammen mit den von anderer Seite veröffentlichten sind damit zur Zeit 16 Diploidwerte bekannt. Sie gruppieren sich um zwei Häufungszentren, die Tetra- ($2n = 32$) und die Heptaploidiestufe ($2n = 56$), zu denen, vorwiegend im alpinen Bereich, noch ein drittes weniger ausgeprägtes um $2n = 60$ tritt. Vor allem bei den Hochpolyploiden ($2n > 53$) macht sich eine extreme Dysploidie bemerkbar; aus Idiogrammen (Nuclealquetschmethode) ließen sich keine

Einzelheiten über die Zusammensetzung der aneuploiden Chromosomengarnituren gewinnen.

2. Bei allen Polyploidiegraden treten euchromatische B-Chromosomen in wechselnder Anzahl von 0—6 auf; bei den Hochpolyploiden häufiger als bei den Tetraploiden. Sie wurden in mindestens 3 morphologisch unterschiedlichen Typen beobachtet, sind kleiner als die stark heteromorphen A-Chromosomen und höchstwahrscheinlich durch ein terminales Centromer ausgezeichnet. Ihre Zahlenkonstanz bei den Einzelindividuen läßt auf ein normales Mitoseverhalten schließen.

3. Im Periblem und Dermatogen der Wurzelspitze wurde gelegentlich Polysomatie beobachtet.

4. Die Meiosis der Formen mit $2n = 32$, 56 und 60 verläuft normal. Multivalente oder andere Komplikationen treten nicht auf. Die überzähligen A-Chromosomen der Aneuploiden scheinen zum Teil univalent zu bleiben.

5. Bei asynchronem Verlauf der Meiosen im gleichen Pollenfach können die Teilungswellen sowohl von der Spitze als auch der Basis ausgehen.

6. Die B-Chromosomen bleiben in der Meiosis univalent. Während der Metaphase I liegen sie zufallsgemäß im Kernraum zerstreut und werden nach Äquationsteilung in der Ana- bis Telophase I in der Regel gemeinsam mit beiden Spalthälften auf die Tochterkerne verteilt bzw. vom Cytoplasma resorbiert. Aus Kreuzungsexperimenten muß geschlossen werden, daß eine erneute Längsteilung während des homöotypen Teilungsschrittes unterbleibt. Die B-Chromosomen werden sowohl durch Eizellen wie männliche Gameten auf die Nachkommenschaft übertragen; sie bleiben phänotypisch ohne Einfluß.

7. Aus einer Kreuzung $[32 + 3] \times 32$ ging unter anderem auch eine hexaploide Pflanze mit $2n =$ etwa 48 hervor, aller Voraussicht nach entstanden aus der Vereinigung eines reduzierten mit einem unreduzierten Gameten.

8. Zur Entstehung der B-Chromosomen wird die Vorstellung entwickelt, daß bestimmte kleine A-Chromosomen durch prämeiotische oder in der Prophase I erfolgende „misdivision" in 2 telocentrische Stücke zerfallen, die, nunmehr als B-Chromosomen zu werten, in der für diese üblichen Weise auf die Gonenkerne verteilt werden. Sie gründet sich vor allem auf der Beobachtung, daß nicht selten auch bei Pflanzen ohne B-Chromosomen in der Meiosis je Pollenmutterzelle meist 2 univalente Chromosomenpartikel auftreten, die in Aussehen und Verhalten weitgehendst normalen B-Chromosomen entsprechen. Eine Reihe weiterer Befunde (s. Abschn. IV, 5, S. 235 ff.) machen diese Theorie in hohem Maße wahrscheinlich.

9. Zur Entwicklung der zahlreichen Chromosomenrassen dürften neben Teilungsunregelmäßigkeiten der verschiedensten Art, unter an-

derem im Zuge der B-Chromosomen-Neubildung, vor allem unreduzierte Pollenkörner beigetragen haben. Sie wurden selten, aber mit gewisser Regelmäßigkeit bei sehr vielen Pflanzen beobachtet; ihr Volumenverhältnis zu den reduzierten beträgt etwa 3:1.

10. In der Pollenfertilität sind die Hochpolyploiden (92%) den Tetraploiden (83%) überlegen, ebenso die B-Chromosomen-haltigen Pflanzen (93%) denen ohne B-Chromosomen (86%).

11. Zwischen Tetra- und Hochpolyploiden bestehen keine habituellen Unterschiede, auch nicht in der Wachstumsrate und vegetativen Vermehrung. Spaltöffnungen und Pollenkörner sind bei den Hochpolyploiden durchschnittlich nur wenig größer als bei den Tetraploiden; in den Einzelwerten kommen Überschneidungen vor.

12. Tetra- und Hochpolyploide bewohnen in geographischer und ökologischer Hinsicht annähernd die gleichen Areale; in subarktischen und alpinen Bereichen scheinen die Hochpolyploiden jedoch zu dominieren.

13. Die Chromosomenzahlen stehen nicht in Beziehung zur systematischen Untergliederung der hochgradig polymorphen Species in Unterarten und Rassen; folgerichtig müßte man von einer intrasubspezifischen Polyploidie sprechen.

Mein aufrichtiger Dank gilt meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. Tischler, für manche wertvollen Anregungen und Ratschläge. Auch Herrn Prof. Dr. F. Overbeck bin ich für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse sehr zu Dank verbunden.

Literatur.

Åkerberg, E.: Cytogenetic studies in Poa pratensis and its hybrid with Poa alpina. Hereditas (Lund) **28**, 1—126 (1942). — Ascherson, P., u. P. Graebner: Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Bd. V/2. Leipzig 1923—1926. — Beck, G.: Versuch einer Gliederung des Formenkreises der Caltha palustris L. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **36**, 347—352 (1886). — Björkman, S.O.: Chromosome studies in Agrostis. Hereditas (Lund) **37**, 465—468 (1951). — Blakeslee, A. F.: Extra chromosomes a source of variations in the Jimson weed. Smithsonian Report **1930**, 431—450. — Böcher, T. W.: Meiosis in Anemone apennina with special reference to chiasma localisation. Hereditas (Lund) **31**, 221—237 (1945). — Clapham, A. R., T. G. Tutin and E. F. Warburg: Flora of the British Isles. Cambridge 1952. — d'Amato, F.: Polyploidy in the differentiation and function of tissues and cells in plants. Caryologia (Pisa) **4**, 311—358 (1952). — Darlington, C. D.: Chromosome studies in Fritillaria. III. Fritillaria imperialis. Cytologia **2**, 37—55 (1930). — Recent Advances in Cytology, 2. Ausgabe. London 1937. — Misdivision and the genetics of the centromere. J. Genet. **37**, 341—364 (1939). — The origin of isochromosomes. J. Genet. **39**, 351—361 (1940). — Darlington, C. D., and L. F. la Cour: Hybridity selection in Campanula. Heredity (Lond.) **4**, 217—248 (1950). Dostál, J.: Kvetena CSR. Prag 1950. — Ellerström, S., u. J. H. Tjio: Note on the chromosomes of Phleum echinatum. Bot. Not. (Lund) **1950**, 463—465. — Fernandes, A.: Le problème de l'hétérochromatinisation chez Narcissus bulbo-

codium L. Bol. Soc. Broteriana, Ser. 2, **23**, 5—88 (1949). — GLÜCK, H.: Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas. Heft 15: Pteridophyten und Phanerogamen. Jena 1936. — GOTOH, K.: Über die Chromosomenzahl von Secale cereale L. Bot. Mag. (Tokyo) **38**, 135—152 (1924). — GRAFL, I.: Über das Wachstum der Antipodenkerne von Caltha palustris. Chromosoma **2**, 1—11 (1941). — GREGORY, W. C.: Phylogenetic and cytological studies in the Ranunculaceae Juss. Trans. Amer. Philos. Soc., N.S. **31**, 443—521 (1941). — GUSTAFSSON, A.: Polyploidy, life-form and vegetative reproduction. Hereditas (Lund) **34**, 1—22 (1948). — HAGERUP, O.: The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos in some Orchids. Kgl. danske Vidensk. Selsk., biol. Medd. **20**, 1—20 (1947). — HÅKANSSON, A.: Supernumerary chromosomes in Godetia viminea. Hereditas (Lund) **35**, 375 bis 389 (1949). — HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 1. Aufl., Bd. 3. München 1908—1931. — HOCQUETTE, M.: Observations sur le nombre des chromosomes chez quelques Renonculacées. C. r. Soc. Biol. Paris **87**, 1301—1303 (1922). — HUTH, E.: Monographie der Gattung Caltha. Helios, Abh. u. monatl. Mitth. Ges. Geb. Naturwiss. **9**, 55—78 (1892). — JUHL, H.: Zytologische Untersuchungen an einigen Formen von Poa pratensis L. in Schleswig-Holstein. Flora (Jena) **139**, 462—476 (1952). — Über zwei spontane Änderungen der Chromosomenzahl in Gramineen-Wurzeln. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 289—295 (1953). — KARASAWA, K.: List of the chromosome numbers in the genus Crocus. Proc. Imp. Acad. Tokyo **18**, 117—122 (1942). — KNUTH, P.: Handbuch der Blütenbiologie, Bd. 2, Teil 1. Leipzig 1898. — LANGLET, O. F.: Beiträge zur Zytologie der Ranunculazeen. Sv. bot. Tidskr. **21**, 1—17 (1927). — Über Chromosomenverhältnisse und Systematik der Ranunculaceae. Sv. bot. Tidskr. **26**, 381—400 (1932). — Nagra bidrag till kännedomen om kromosomtalen inom Nymphaeaceae, Ranunculaceae, Polemoniaceae och Compositae. Sv. bot. Tidskr. **30**, 288—294 (1936). — LEONCINI, M. L.: Biotipi cariologici e sistematici di Caltha in Italia. Caryologia (Pisa) **3**, 336—350 (1951). — Nuove osservazioni cariologiche sul gen. Caltha. Caryologia (Pisa) **4**, 367—371 (1952). — LEWIS, H.: The origin of supernumerary chromosomes in natural populations of Clarkia elegans. Evolution **5**, 142—157 (1951). — LEWITSKY, G. A.: The „karyotype" in systematics. Bull. Appl. Bot. **27**, 187—240 (1931). — LIMA-DE-FARIA, A.: Chromomere analysis of the chromosome complement of rye. Chromosoma **5**, 1—68 (1952). — LÖVE, A.: Cytogenetic studies on Rumex subgenus Acetosella. Hereditas (Lund) **30**, 1—136 (1944). — Taxonomical evaluation of polyploids. Caryologia (Pisa) **3**, 263—284 (1951). — Preparatory studies for breeding icelandic Poa irrigata. Hereditas (Lund) **38**, 11—32 (1952). — LÖVE, A., and D. LÖVE: Chromosome numbers of northern plant species. Rep. Dep. Agric., Ser. B **3**, 1—131 (1948). — LÖVKVIST, B.: Chromosome studies in Cardamine. Hereditas (Lund) **33**, 421—422 (1947). — MARSDEN-JONES, E. M., and W. B. TURRILL: Studies on Ranunculus Ficaria. J. Genet. **50**, 522—534 (1952). — MAUGINI, E.: Contributo alla conoscenza cariologica e sistematica del genere *Caltha* in Italia. Caryologia (Pisa) **5**, 297—305 (1953). — MÜNTZING, A.: Accessory chromosomes in Secale and Poa. Hereditas (Lund) Suppl. **1949**, 402—411. — O'MARA, J. G.: Observations on the immediate effects of colchicine. J. Hered. **30**, 35—37 (1939). — RANDOLPH, L. F.: Genetic characteristics of the B-chromosomes in maize. Genetics **26**, 608—631 (1941). — REESE, G.: Hochgradige Dysploidie bei Caltha palustris L. Planta (Berl.) **41**, 195—196 (1952). — RHOADES, M. M.: On the origin of a secondary trisome through the doubling of a half-chromosome fragment. Genetics **23**, 163—164 (1938). — ROMAN, H.: Directed fertilization in maize. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **34**, 36—42 (1948). — SOKOLOVSKAJA, A. P., and O. S. STRELKOVA: Polyploidy in the high mountain regions of Pamir and Altai. C. r. Acad. Sci. USSR., N.S. **21**, 68—71 (1938). — SOROKIN, H.: The chromosomes of Ranunculus acris. Amer. Naturalist **71**, 571—574 (1927). —

Stebbins, G. L.: Variation and Evolution in Plants, 2. Aufl. New York 1951. — Straub, J.: Cytogenetik. Fortschr. Bot. **14**, 437—480 (1953). — Tischler, G.: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 's-Gravenhage 1950. — Allgemeine Pflanzenkaryologie. 2. Hälfte: Kernteilung und Kernverschmelzung. In Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 2, 2. Aufl. Berlin 1951. — Allgemeine Pflanzenkaryologie. Erg. Bd. Angewandte Pflanzenkaryologie. In Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 2, 1. Liefg. Berlin 1953. 2. Liefg. Berlin 1954. — Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. I, Vegetationsorgane, Teil 1. Berlin 1937. — Tschermak-Woess, E., u. R. Dolezal: Durch Seitenwurzelbildung induzierte und spontane Mitosen in den Dauergeweben der Wurzel. Österr. bot. Z. **100**, 358—402 (1953). — Upcott, M.: The external mechanics of the chromosomes. VI. The behaviour of the centromere at meiosis. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **124**, 336—361 (1937).

Dozent Dr. Gerd Reese, Kiel, Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 44, S. 269—285 (1954).

Aus dem Forstbotanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.
und dem Rheinisch-Westfälischen Institut für Übermikroskopie Düsseldorf.

ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE BEOBACHTUNGEN ÜBER EINE BESONDERE FEINSTRUKTUR DER VERHOLZTEN ZELLWAND BEI EINIGEN CONIFEREN*.

Von

WALTER LIESE und INGEBORG JOHANN.

Mit 15 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. Juni 1954.)

Einleitung.

Über die Feinstruktur der Hoftüpfel von Coniferen liegen einige elektronenmikroskopische Arbeiten jüngeren Datums vor (W. LIESE und M. FAHNENBROCK 1951, 1952, H. HARADA und Y. MIYAZAKI 1952, A. FREY-WYSSLING und H. BOSSHARD 1953). Weitere vergleichende Untersuchungen an Hoftüpfeln verschiedener Nadelhölzer ergaben eine weitgehende Übereinstimmung des submikroskopischen Aufbaues (W. LIESE und M. FAHNENBROCK-HARTMANN 1953). Lediglich der Feinbau des inneren Tüpfelhofraumes zeigt einen Unterschied, da bei einigen Holzarten wie *Picea excelsa*, *Larix decidua* und *Pseudotsuga taxifolia* auf der Oberfläche der Tüpfelwand nur zirkulär verlaufende Fibrillen zu sehen sind, während man bei *Pinus silvestris* außer den Fibrillen zahlreiche kleine, warzenförmige Erhebungen beobachtet. Da über diese eigentümliche Struktur noch keine weiteren Einzelheiten bekannt sind, erschien es von Interesse, an einem umfangreicheren Material das Vorhandensein oder Fehlen der „Warzen" näher zu prüfen. Zunächst sollte dabei festgestellt werden, inwieweit diese „Warzenstruktur" auf der verholzten Zellwand für ein ganzes Individuum charakteristisch ist, ob es Unterschiede innerhalb der Rassen gibt, und ob sie vielleicht als ein Art- bzw. als ein Gattungsmerkmal angesehen werden kann.

Material und Methode.

Unsere Untersuchungen beschränkten sich auf die in Mitteleuropa wichtigsten Coniferen-Gattungen *Pinus*, *Picea*, *Abies* und *Larix*, von denen insgesamt 39 Arten untersucht wurden. Das Material stammt zumeist von Coniferen aus dem Botanischen Garten der Universität

* Mit freundlicher Unterstützung der Deutschen Gesellschaft für Holzforschung.

Freiburg[1] und wurde teils Ästen, teils dem Stammholz entnommen. Einige Kiefernarten konnten wir auch aus Guatemala[2] erhalten.

Die Präparation erfolgte nach dem Abdruckverfahren mit polymerisierendem Methacrylsäuremethylester (Plexiglas) (S. MENNENÖH und M. FAHNENBROCK 1951, W. LIESE u. M. FAHNENBROCK 1952). Um die auf der inneren Hofwand befindlichen „Warzen" untersuchen zu können, mußte ein Tüpfelhof entfernt werden. Das geschieht am besten durch einen radialen Längsschnitt, wobei die Tracheiden meist in der mittellamellaren Kleb- und Verbindungsschicht voneinander getrennt werden. Die Hoftüpfel spalten dadurch auf, und jeweils eine Hofwand liegt zur Beobachtung frei.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen[3]. Bei der Untersuchung der inneren Hofwand von *Pinus silvestris* beobachtet man bereits bei 1300facher Vergrößerung zwischen den kreisförmig verlaufenden Fibrillen zahlreiche rundliche, aus der Fläche herausragende Gebilde kleinster Dimension, die von uns als „Warzen" bezeichnet wurden (W. LIESE und M. FAHNENBROCK-HARTMANN 1953). Streng hiervon zu unterscheiden sind körnige Strukturen, die mitunter durch Staubteilchen auf der Plexiglasfläche oder durch eine schlechte Bedampfung hervorgerufen werden können. H. HARADA und Y. MIYAZAKI (1952) stellten „Warzen" gleichfalls bei *Chamaecyparis obtusa* fest und bezeichneten diese Erscheinung als „particle-structure". In einer neueren Arbeit geht H. HARADA (1953) jedoch hiervon wieder ab und übernimmt zur Vereinheitlichung der Begriffe dankenswerterweise den Ausdruck „wart-like structure".

Bei der näheren Untersuchung der Warzen entstand die Frage, ob es sich vielleicht um Ablagerungen von Harzen oder Verkernungsstoffen auf der Zellwand handeln könne. Die Beobachtung von Kiefernholz, das mit Aceton extrahiert und mit heißem Wasser behandelt war, ergab jedoch die gleiche Warzenstruktur wie die der unbehandelten Vergleichsproben. Da die Warzen außerdem sowohl im Splint- als auch im Kernholz vorhanden sind, müssen sie als echte Bestandteile der verholzten Zellwand angesehen werden. Die Beobachtung der Warzenstruktur durch H. HARADA (1952, 1953) mit Hilfe eines anderen Abdruckverfahrens ermöglicht außerdem die Feststellung, daß diese besondere morphologische Ausgestaltung der Zellwand in keinem Zusammenhang mit der jeweiligen Präparationsmethodik steht.

[1] Herrn Prof. Dr. F. OEHLKERS danken wir herzlich für die Überlassung der Proben.

[2] Für die Zusendung sind wir Herrn Oberregierungsrat Dr. G. BECKER, Berlin, dankbar.

[3] Einige Bilder wurden freundlicherweise von Frau HARTMANN-FAHNENBROCK aufgenommen.

Um weitere Kenntnisse über die Natur der Warzen zu erlangen, wurde ihre Verteilung und Größe an Hoftüpfeln des Frühholzes von *Pinus silvestris* eingehender untersucht.

Es ergab sich, daß diese Gebilde nicht gleichmäßig über die Hofwand verteilt sind, sondern ihre Anzahl je Flächeneinheit großen Schwan-

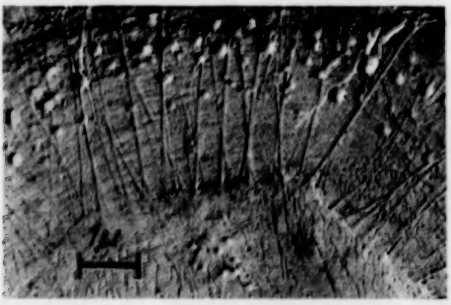


Abb. 1. Innere Hoftüpfelwandung von *Pinus silvestris* mit darüberliegenden Torusfibrillen; die spärlichen Warzen sind am äußeren Rande verteilt; el. opt. 7500:1.

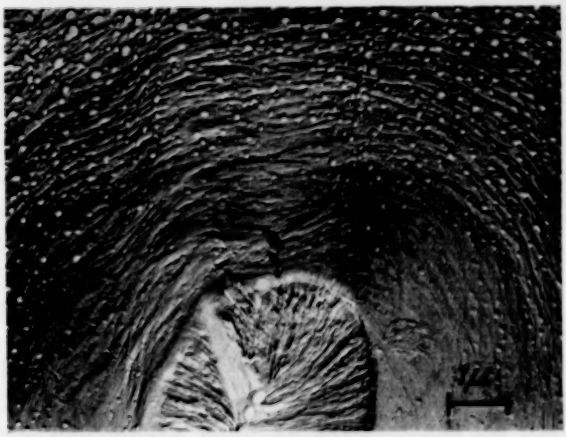


Abb. 2. Innere Hoftüpfelwandung von *Pinus silvestris*; die zahlreichen Warzen sind über die ganze Fläche verteilt; el. opt. 7600:1.

kungen unterworfen ist. So fanden wir z. B. bei nur 16 Auszählungen auf Flächen von 1 μ^2 Unterschiede von 10—31 Warzen. Wo nur wenige vorhanden sind, liegen sie am äußeren Rande des Hofes (Abb. 1); in anderen Fällen sind sie aber in großer Zahl auf der ganzen Hofwand verteilt (Abb. 2). Auch kann man sie gelegentlich an den eingebogenen Rändern des Porus feststellen; das bei der Präparation hineingeflossene Plexiglas zeigt sie hier als längliche Abdrücke (vgl. Abb. 6 bei *Abies alba*). Anscheinend treten zwischen den Hoftüpfeln desselben

Baumes geringere Schwankungen in der Verteilung der Warzen auf als zwischen den Hoftüpfeln verschiedener Individuen. Für genauere quantitative Aussagen sind jedoch sehr umfangreiche Untersuchungen notwendig, die im Rahmen dieser Arbeit nicht vorgenommen werden konnten.

Bei näherer Betrachtung der Warzen zeigt es sich, daß diese keine einheitliche Größe besitzen; bereits zwischen den Warzen desselben Hofes bestehen erhebliche Unterschiede (Abb. 3). Wenn auch im allgemeinen größere und kleinere Warzen auf der Hofwand ziemlich regellos verteilt sind, so läßt sich doch offenbar eine leichte Größenabnahme zum Porus hin beobachten. Zur genaueren Größenbestimmung wurden 400 Warzen auf der Hofwand von *Pinus silvestris* an Aufnahmen von zumeist 15000facher Vergrößerung ausgemessen. Die Verteilung der Werte ist auf Abb. 4 als ausgezogene Linie wiedergegeben. Da der mittlere Fehler bei der Messung 10 ± 5 mμ betrug, wurden für die zeichnerische Darstellung Klassen zu je 20 mμ gebildet. Der Verlauf der Kurve bestätigt den ersten Eindruck, daß die Warzen keine Strukturelemente gleichmäßiger Größe sind, sondern daß ihre Ausmaße in einem recht weiten Rahmen schwanken. Die kleinsten gemessenen Gebilde hatten einen Durchmesser von 10 mμ, die größten von 280 mμ. Das arithmetische Mittel liegt bei 119,9 mμ. H. HARADA (1953) erhielt bei Messungen an 26 Bäumen anscheinend verschiedener Holzarten Größen von 100—300 mμ, während unsere früheren Zählungen an einem kleineren Material bei *Pinus silvestris* Schwankungen von 90—250 mμ ergeben hatten (W. LIESE und M. FAHNENBROCK 1952).

Abb. 3. Innere Hoftüpfelwandung von *Pinus silvestris* mit größeren und kleineren Warzen; el. opt. 7600:1.

Nach diesen Beobachtungen an *Pinus silvestris* lag es nahe, zunächst weitere Kiefernarten und darüber hinaus auch andere Nadelhölzer auf eine eventuell vorhandene Warzenstruktur der Hoftüpfelwandung zu prüfen.

Von der sehr artenreichen Gattung *Pinus* konnten 19 Holzarten untersucht werden: *Pinus ajacahuite*, *austriaca*, *cembra*, *contorta*, *excelsa*, *laricio*, *leucodermis*, *maritima*, *montana*, *Montezumae*, *oocarpa*, *parviflora*, *peuce*, *ponderosa*, *pseudostrobus*, *rudis*, *silvestris*, *strobus* und *teocote*. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 1 enthalten. In diese Tabelle wurden gleichfalls drei weitere von H. HARADA[1] (1953) untersuchte Kiefern aufgenommen, so daß zur Auswertung die Befunde von insgesamt 22 Arten zur Verfügung stehen. Die elektronenoptische Untersuchung der verschiedenen Kiefern ergab, daß die für *Pinus silvestris* gefundene Warzenstruktur längst nicht für alle Arten zutrifft. Es zeigte sich vielmehr,

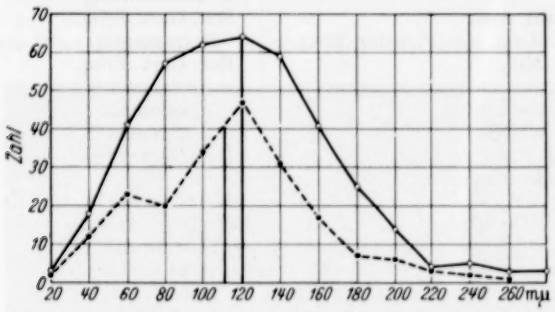


Abb. 4. Größenverteilung der Warzen: ——— auf der Hofwand bei 400 Messungen, – – – auf der Tracheidenwand bei 200 Messungen.

daß es neben Kiefernarten mit Warzen auch solche gibt, deren Hofwände nur mit den kreisförmig angeordneten Fibrillen ausgekleidet sind (Abb. 5). Innerhalb einer Kiefernart oder gar eines Individuums konnten jedoch derartige Unterschiede in der Struktur der Hoftüpfel nicht festgestellt werden; die Befunde stimmten hier stets überein. Eine wertvolle Bestätigung sind uns die gleichlautenden Ergebnisse von HARADA an *Pinus silvestris* und *parviflora*.

In der Gattung *Picea* standen uns 10 Holzarten zur Verfügung: *Picea asperata*, *ajanensis*, *excelsa*, *falcata*, *mariana*, *Maximowiczii*, *omorica*, *orientalis*, *polita* und *Schrenkiana*. Bei allen wurde stets nur die von *Picea excelsa* bereits bekannte Struktur gefunden; Anzeichen von Warzen konnten nicht bemerkt werden. Auch HARADA untersuchte 4 Fichtenarten und fand in keinem Falle Warzen. Eine gegenseitige Bestätigung der Ergebnisse ergibt sich wieder für *Picea excelsa* und *ajanensis*. Ferner stellte F. v. BEUST (1952) bei *Picea excelsa* die gleiche Struktur fest.

Von der Gattung *Abies* wurden 6 Holzarten untersucht: *Abies alba*, *firma*, *nobilis*, *Nordmanniana*, *numidica* und *pinsapo*. Bei allen war

[1] Die Untersuchungen von H. HARADA wurden in Japan parallel zu den unserigen durchgeführt, und wir danken Herrn Dr. H. HARADA sehr herzlich für die Möglichkeit des ständigen Gedankenaustausches.

Tabelle 1.

Gattung	Holzart	Herkunft	Warzen*	Befunde anderer Autoren
Pinus	ajacahuite Ehrenb.	Guatemala	—	
	austriaca Höss (= nigra var. austriaca)	Bot. Gart. Frbg.	+	
	cembra L.	Bot. Gart. Frbg.	—	
	contorta Dougl.	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	+	
	densiflora Sieb. et Zucc.		+	HARADA
	excelsa Wall.	Bot. Gart. Frbg.	—	
	laricio Poir. (= nigra var. Poiretiana)	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	+	
	leucodermis Ant.	Bot. Gart. Frbg.	+	
	maritima Lam. (= Pinaster Sol.)	Holzsammlg.	+	
	montana Mill.	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	+	
	Montezumae Lamb.	Guatemala	—	
	oocarpa Schiede	Guatemala	—	
	parviflora Sieb. et Zucc.	Bot. Gart. Frbg.	—	desgl. HARADA
	pentaphylla Mayr		—	HARADA
	peuce Griseb.	Bot. Gart. Frbg.	+	
	ponderosa Dougl.	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	—	
	pseudostrobus Lindl.	Guatemala	+	
	rudis Endl. (= Montezumae var. rudis Shaw,	Guatemala	—	
	silvestris L.	versch. Herkünfte	+	desgl. HARADA
	strobus L.	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	—	
	teocote Schlecht et Cham.	Guatemala	—	
	Thunbergii Parl.		+	HARADA
Picea	ajanensis Fischer (= jezoensis)	Bot. Gart. Frbg.	—	desgl. HARADA
	asperata Masters	Bot. Gart. Frbg.	—	
	excelsa Link	versch. Herkünfte	—	desgl. HARADA, v. BEUST
	falcata Valck (= sitchensis Carr)	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	—	
	Glehnii Masters		—	HARADA
	mariana Britt. Sterns et Pogg (= nigra Link)	Bot. Gart. Frbg.	—	
	Maximowiczii Regel	Holzsammlg.	—	desgl. HARADA
	omorica Willk.	Bot. Gart. Frbg.	—	
	orientalis Link	Bot. Gart. Frbg.	—	
	polita Carr	Bot. Gart. Frbg.	—	
	Schrenkiana Fisch. et Meyer	Bot. Gart. Frbg.	—	
Abies	alba Miller (= pectinata DC.)	versch. Herkünfte	+	
	firma Sieb. et Zucc.	Bot. Gart. Frbg.	+	desgl. HARADA
	grandis Lindl.		+	HARADA
	homolepis Sieb. et Zucc.		+	HARADA
	Mayriana Miyabe et Kudo		+	HARADA
	nobilis Lindl.	Bot. Gart. Frbg.	+	
	Nordmannia Spach	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	+	
	numidica De Lanoy	Bot. Gart. Frbg.	+	
	pinsapo Boiss.	Bot. Gart. Frbg.	+	

Tabelle 1. (Fortsetzung.)

Gattung	Holzart	Herkunft	Warzen*	Befunde anderer Autoren
Larix	decidua Mill. (= europaea DC.)	versch. Herkünfte	—	desgl. HARADA
	leptolepis Gord. (= Kaempferi Sarg.)	Bot. Gart. Frbg.	—	desgl. HARADA
	occidentalis Nutt.	Bot. Gart. Frbg.	—	
	sibirica Ledeb	Bot. Gart. Frbg.	—	
Pseudotsuga	taxifolia Britt.	versch. Herkünfte	—	desgl. HARADA
Sequoia	sempervirens Endl.	Braunkohlenlager Köln	+	desgl. HARADA, Fischbein

* + = mit Warzenstruktur, — = ohne Warzenstruktur.

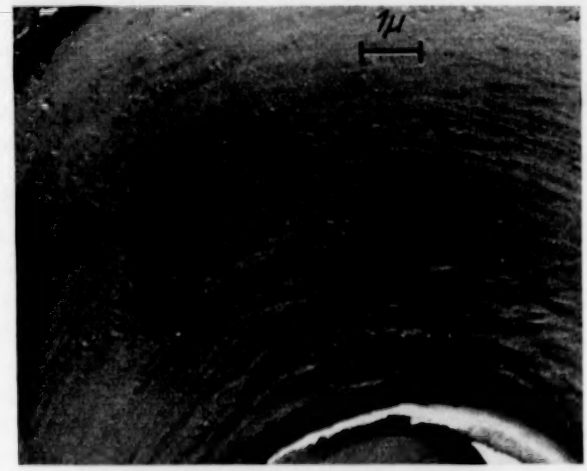


Abb. 5. Innere Hoftüpfelwandung von *Pinus strobus* ohne Warzenstruktur; el. op. 7900:1.

eine ausgeprägte Warzenstruktur auf der inneren Hofwand vorhanden (Abb. 6). Im Gegensatz hierzu steht unser früherer Befund, wonach *Abies alba* keine Warzen aufwies (W. LIESE und M. FAHNENBROCK-HARTMANN, 1953). Nachdem jedoch am Holz von drei verschiedenen Individuen dieser Art stets Warzen gefunden wurden, glauben wir, daß die Weißtanne auch diese Struktur besitzt. HARADA hat 4 Tannenarten geprüft, darunter auch die von uns untersuchte *Abies firma*, und gleichfalls stets Warzen festgestellt.

Die Gattung *Larix* ist gegenüber den vorigen bedeutend artenärmer, so daß nur vier verschiedene Lärchen geprüft werden konnten: *Larix decidua*, *leptolepis*, *occidentalis* und *sibirica*. Auf allen Hofwänden war stets ein glatter Fibrillenverlauf zu erkennen. Zwei dieser Arten (*Larix decidua* und *leptolepis*) wurden auch von HARADA beobachtet, und seine Ergebnisse sind wieder mit den unserigen identisch.

Die Warzenstruktur ist jedoch nicht nur auf den inneren Wänden der Hoftüpfel zu finden, sondern auch auf der Zellwand, die das Lumen der Längstracheiden auskleidet (W. LIESE, 1953, Bildtafel). Abb. 7 zeigt

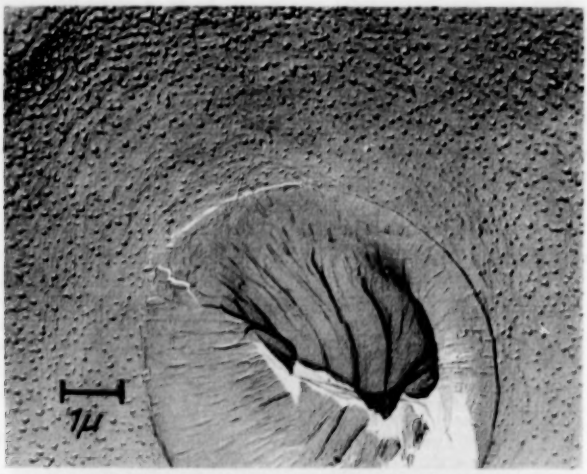


Abb. 6. Innere Hoftüpfelwandung von *Abies alba* mit Warzenstruktur; el. op. 7900:1.

Abb. 7. Zellwand einer Längstracheide von *Pinus silvestris* mit Warzenstruktur; el. opt. 1300:1.

eine Faserzellwand von *Pinus silvestris* mit zahlreichen warzenförmigen Erhebungen. K. KOBAYASHI und N. UTUSUMI (1951) stellten die Warzenstruktur auf den Zellwänden von *Chamaecyparis obtusa* fest und bezeichneten sie als „peculiar-structure". H. HARADA und Y. MYAZAKI

(1952) beobachteten sie bei *Pinus densiflora* und *Cryptomeria japonica*, nicht dagegen bei *Picea jezoensis*, und auch I. W. Fischbein (1950) fand diese Gebilde bei „red-wood"-Holz (verm. *Sequoia sempervirens*, die Verfasser).

Wie bei den Hoftüpfeln, so wurde auch an den Zellwänden von *Pinus silvestris* zunächst die Verteilung und Größe der Warzen näher untersucht. Die Verteilungsdichte schwankt wiederum in einem weiten Rahmen. Die Warzen können sowohl mehr oder weniger gleichmäßig verteilt sein, als auch lokal gehäuft auftreten, wobei dann andere Flächen fast frei von ihnen sind (Abb. 8). Auf Flächen von 1 μ^2 zählten wir bei 16 Messungen 6—23 dieser Strukturelemente. Die Größe wurde an 200 Warzen bestimmt und als gestrichelte Linie in die Abb. 4 eingetragen. Aus der kurvenmäßigen Darstellung ist zu entnehmen, daß auch hier ihre Größe ebenso wie in den Hoftüpfeln sehr unterschiedlich ist. Als Grenzwerte erhielten wir Durchmesser von 10 und 250 mμ. Der arithmetische Mittelwert aller gemessenen Warzen liegt bei 110,5 mμ.

Abb. 8. Zellwand einer Längstracheide von *Pinus silvestris* mit ungleichmäßiger Verteilung der Warzen; el. opt. 7500:1.

Weitere Kenntnisse über die Warzenstruktur verdanken wir einer zufälligen Abwandlung der Präparationstechnik. Bei der Vorbereitung der Holzproben kann es nämlich gelegentlich vorkommen, daß der Mikrotomschnitt zum Aufschneiden der Tracheiden nicht genau parallel zur Faserachse verläuft und dabei die Zellwand anreißt. Gelangt eine derartige Stelle zur Beobachtung, so sieht man, daß sich in den meisten Fällen zuerst nur eine dünne Haut von der Zellwand ablöst, ohne daß die darunterliegende Schicht beschädigt zu sein braucht. Beim Holz von *Pinus silvestris* ist die abreißende Haut stets zugleich auch die warzentragende Schicht, da die darunterliegende Zellwand nur parallel verlaufende Fibrillen besitzt (Abb. 9). Auch wenn bei einem tieferen Schnitt durch die Zellwand die verschiedenen, an ihrem unterschiedlichen Fibrillenverlauf erkennbaren Lamellen innerhalb der Sekundärwand freigelegt werden, sind auf diesen niemals warzenähnliche Bildungen zu erkennen (Abb. 10). Wir können daraus entnehmen, daß die Warzen nur auf einer relativ dünnen Haut vorhanden sind, die das Zellumen auskleidet, und die von ihrer Unterlage abgerissen werden kann.

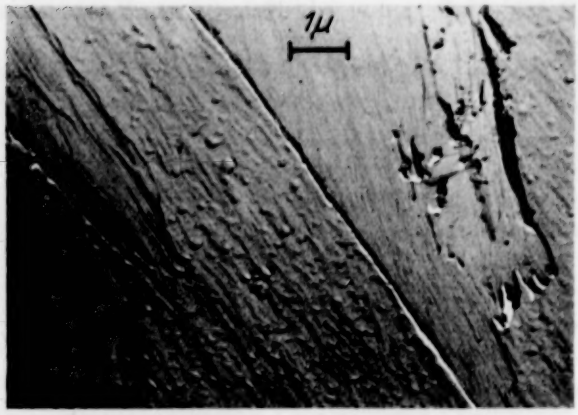


Abb. 9. Zellwand von *Pinus silvestris*; die warzentragende Schicht ist stellenweise von der darunterliegenden Wand abgerissen; el. opt. 7600:1.

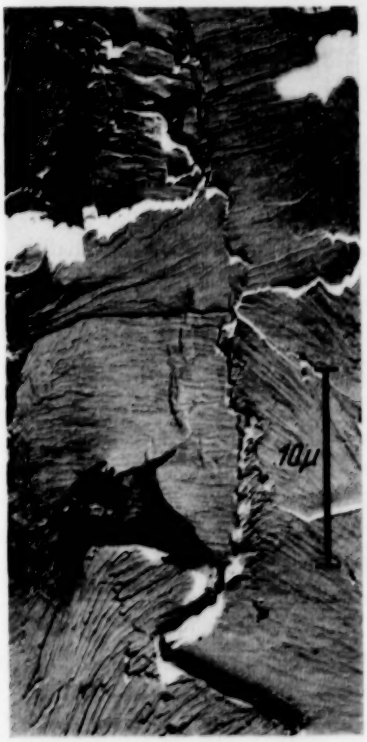


Abb. 10.

Abb. 11.

Abb. 10. Verschiedene Lamellen der Sekundärwand mit unterschiedlichem Fibrillenverlauf bei *Pinus silvestris*; el. opt. 1300:1, Abb. 2.600:1.

Abb. 11. Zellwand einer Längstracheide von *Pinus strobus* ohne Warzenstruktur; el. opt. 7900:1.

Um über das Vorkommen der Warzenstruktur auf der Tracheidenzellwand weitere Aufschlüsse zu erhalten, wurden neben *Pinus silvestris* auch andere Holzarten der Gattungen *Pinus*, *Picea*, *Abies* und *Larix* untersucht. Innerhalb der Kiefern zeigte sich wieder eine Aufspaltung in Arten mit Warzen auf der Zellwand, wie z. B. *Pinus laricio*, *contorta*, *peuce* und *montana*, und anderen, die einen glatten Fibrillenverlauf besitzen, wie *Pinus strobus* und *ponderosa* (Abb. 11). Bei allen untersuchten Fichtenarten waren stets nur Zellwände ohne Warzen zu beobachten (Abb. 12). Mitunter verliefen die Fibrillen jedoch nicht parallel zueinander, sondern zeigten eine eigentümlich zopfartig verflochtene Anordnung (Abb. 13). Innerhalb der Gattung *Abies* fanden wir bei allen Arten wieder reichliche Warzenausbildungen auf der Zellwand. Auch hier konnte beobachtet werden, daß die warzentragende Haut von ihrer Unterlage abgelöst werden kann, und daß die dadurch freigelegte Zellwandschicht aus parallelen Fibrillen besteht (Abb. 14). Die Untersuchung der Lärchen ergab ausnahmslos eine glatte Fibrillenanordnung auf der Zellwand. Erwähnt sei noch die Beobachtung einer aus einem Braunkohlelager stammenden *Sequoia*, bei der unbeeinflußt von der Jahrtausende dauernden Lagerung die Warzenstruktur deutlich auf den Zellwänden festgestellt wurde.

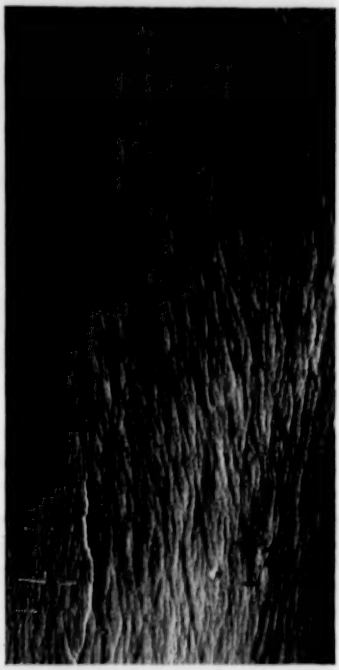


Abb. 12. Zellwand einer Längstracheide von *Picea excelsa* mit parallelem Fibrillenverlauf; el.opt. 2200:1, Abb. 6600:1.

Aus diesen Befunden kann gefolgert werden, daß eine sehr strenge Korrelation zwischen der Warzenstruktur auf der Hofwand und derjenigen auf der Zellwand besteht; treten Warzen auf der Tracheidenzellwand auf, so sind sie auch stets auf den Hofwänden zu finden.

Diskussion der Ergebnisse.

Ziel der Untersuchungen war es unter anderem, festzustellen, inwieweit die Warzenstruktur als ein Merkmal von Individuum, Rasse, Art oder Gattung angesehen werden kann. Bei der Prüfung der verschiedenen Holzarten erhielten wir für alle Proben desselben Individuums stets übereinstimmende Ergebnisse. Die Proben eines Baumes hatten entweder auf ihren Hofwänden Warzen, oder aber sie besaßen keine.

Auch H. HARADA (1953) untersuchte mehrere Hölzer je Stamm und kam zu dem gleichen Ergebnis. Daraus ist zu entnehmen, daß das Vorhandensein oder Fehlen der Warzenstruktur innerhalb eines Individuums einheitlich ist. Die Frage nach eventuellen Rassenunterschieden wurde im Rahmen dieser Arbeit durch besondere Auswahl der Stämme nicht eingehender berücksichtigt. Es ist wohl mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß HARADA bei seinen Untersuchungen das Holz anderer Rassen verwendete, als es uns zur Verfügung stand. Da aber die Befunde trotz der regional so unterschiedlichen Herkunft des Materials in allen Fällen übereinstimmen, kann man annehmen, daß Rassenunterschiede hinsichtlich des Vorkommens der Warzenstruktur kaum bestehen werden. Frühere Untersuchungen (W. LIESE und M. FAHNENBROCK-HARTMANN 1953) hatten außerdem für *Pseudotsuga taxifolia* ergeben, daß die morphologisch gut unterscheidbare Küsten- und Gebirgsform beide keine Warzen auf der inneren Hofwand haben. Durchaus möglich sind jedoch Unterschiede in der Anzahl und Verteilung der Warzen, denn die Beobachtungen an *Pinus silvestris* (vgl. Abb. 1 und 2) und auch an anderen Holzarten zeigten beträchtliche Schwankungen auf. Da die Warzen vielleicht einen Einfluß auf die Stärke des Hoftüpfelverschlusses haben, wäre es nicht nur von theoretischem Interesse, diese Frage an den zahlreichen Rassen unserer in Europa heimischen Kiefer näher zu untersuchen.

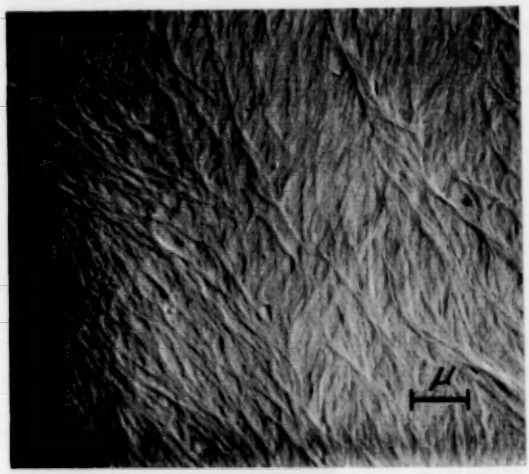


Abb. 13. Zellwand einer Längstracheide von *Picea excelsa* mit zopfartigem Fibrillenverlauf; el. opt. 7600:1.

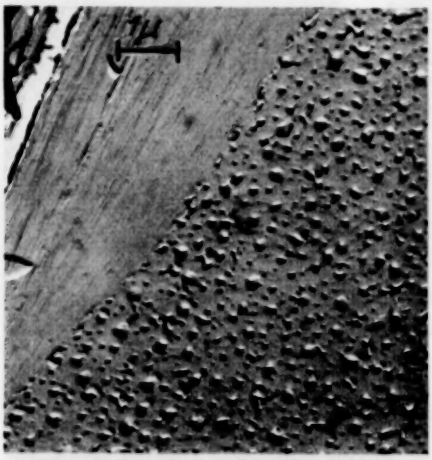


Abb. 14. Zellwand einer Längstracheide von *Abies Nordmanniana*; die warzentragende Schicht ist zum Teil von der darunterliegenden Wand abgerissen; el. opt. 7900:1.

Nachdem also die Warzenstruktur für Individuum und Rasse als einheitlich angenommen werden konnte, war zu prüfen, ob sie auch ein Artmerkmal darstellt. Unsere Untersuchungen an verschiedenen Individuen derselben Holzart ergaben niemals Unterschiede; auch HARADA berichtet, daß seine Ergebnisse innerhalb der Art stets übereinstimmten. Da außerdem zehn der von uns geprüften Holzarten auch von anderen Autoren untersucht wurden, und dabei trotz der unterschiedlichen Herkunft stets dieselben Ergebnisse auftraten, glauben wir, daß es sich bei der Warzenstruktur um ein arteigenes Merkmal handelt.

Stellen wir die Frage, ob über die Art hinaus diese Zellwandstruktur auch für eine Gattung kennzeichnend ist, so muß das für die Kiefern verneint werden, da innerhalb dieser Gattung ja beide Typen vorkommen. Für die Fichten, Tannen und Lärchen dagegen wäre es denkbar, daß das Vorhandensein oder Fehlen der Warzenstruktur als ein Gattungsmerkmal angesehen werden könnte. Die Beobachtungen an 12 Fichten-, 4 Lärchen- und 9 Tannenarten ergaben innerhalb der Gattung stets übereinstimmende Ergebnisse. Um die Frage nach der Gattungsspezifität jedoch mit Sicherheit beantworten zu können, müßte eine noch größere Anzahl von Holzarten systematisch geprüft werden.

Wie bereits erwähnt, widersprechen die Ergebnisse bei den Kiefern ganz den einheitlichen Befunden für die anderen Gattungen. Obwohl gerade hier ein recht umfangreiches Material vorliegt, ist es zur Zeit noch nicht möglich, eine klare Zuordnung für die beiden Typen innerhalb der gebräuchlichen systematischen Gliederung nach R. PILGER in ENGLER-PRANTL, 1926, zu finden. Eine Aufteilung in die haploxyle und die diploxyle Gruppe gibt kein deutlicheres Bild, da sowohl die zu den Haploxylen gehörenden *P. cembra* und *strobus* als auch die bei den Diploxylen eingeordneten *P. Montezumae* und *rudis* ohne Warzen sind. Eine gewisse Übereinstimmung zeichnet sich nur ab, wenn man die Kiefernarten nach den übergeordneten Sektionen einteilt. Die Sektionen *Cembra und Strobus* vereinigen dann mit den fünfnadeligen *P. cembra*, *ajacahuite*, *strobus*, *excelsa* und *parviflora* Kiefern ohne Warzen, wobei als Ausnahme jedoch die auch hierzu gehörende *Pinus peuce* zu nennen ist. Die Kiefern der zweinadeligen Sektionen *Pinaster* und *Murrayana* haben mit *P. silvestris*, *montana*, *nigra*, *maritima*, *leucodermis*, *densiflora* und *Thunbergii* ausnahmslos Warzen, während die Arten der fünfnadeligen Sektion *Pseudostrobus* mit *P. ponderosa*, *Montezumae* und *rudis* wieder ohne Warzen sind. Eine Ausnahme bildet jedoch die Art *pseudostrobus* selber, die Warzen trägt. Läßt sich diese Struktur daher überhaupt in die ja nach ganz anderen Merkmalen aufgebaute systematische Ordnung einfügen, so wird man das erst nach dem Vorliegen eines noch umfangreicheren Materials mit einiger Sicherheit erkennen können.

HARADA untersuchte außer den *Pinaceae* auch einige Arten anderer Familien und fand bei den *Taxaceae* nur solche mit Warzen, bei den *Araucariaceae*, *Taxodiaceae* und *Cupressaceae* dagegen nur Holzarten ohne Warzen. Er geht daher noch über die Gattungsspezifität hinaus und nimmt — abgesehen von den *Pinaceae* — die Warzenstruktur sogar als ein Familienkennzeichen an. Zur Stütze dieser Schlußfolgerungen wäre es erwünscht, noch weitere Nadelhölzer dieser Familien zu prüfen.

Bei unseren Untersuchungen fanden wir die Warzenstruktur nicht nur auf den Hofwänden, sondern auch auf der Zellwand, die das Lumen der Längstracheiden auskleidet. Ein Vergleich der gemessenen Größen auf Abb. 4 zeigt eine weitgehende Übereinstimmung sowohl hinsichtlich der Variationsbreite als auch der arithmetischen Mittelwerte. Die statistisch geprüfte Differenz der beiden Mittelwerte beträgt $9{,}4 \pm 0{,}4$ mμ. Sie ist geringer als die kleinste gemessene Einheit und kann daher vernachlässigt werden. Da zudem die Warzenstruktur stets nur bei denjenigen Arten auf den Tracheidenwänden gefunden wurde, welche sie auch auf ihren Tüpfelwänden zeigen, kann man folgern, daß beide Erscheinungen Ausdruck derselben Struktur sind.

Die Warzenstruktur ist also in ihrer typischen Form nur bei einem Teil der untersuchten Holzarten auf einer ziemlich dünnen, ablösbaren Haut vorhanden, welche als innere Schicht die Tracheiden und den Tüpfelraum auskleidet. Inwieweit diese besondere Struktur der das Lumen abschließenden Wand auf Vorgänge der Diffusion durch die Zellwand von Einfluß ist und damit für Fragen der Trocknung, Imprägnierung und chemischen Holzaufbereitung Bedeutung haben kann, ist hier nicht näher zu erörtern.

Über das Vorhandensein oder Fehlen einer besonderen Innenschicht der verholzten Zellwand sind in der Literatur die unterschiedlichsten Ansichten geäußert worden. Aus der Fülle der einschlägigen Arbeiten seien nur einige genannt, die eine Individualität dieser Schicht bejahen. Ein ausführlicherer geschichtlicher Rückblick findet sich bei H. BUCHER (1953).

Bereits TH. HARTIG (1843) hatte durch Färbungen eine von ihm Ptychode benannte Innenschicht der Nadelholztracheiden nachgewiesen, welche die Wand der erwachsenen Zellen auskleidet und sich auch in den Tüpfelkanälen fortsetzt. Er nahm an, daß sie nicht allgemein auftrete. Weitere Beobachtungen der älteren Holzanatomen liegen auch von STRASBURGER, SACHS, SANIO und R. HARTIG vor. Bekannt ist auch die starke Doppelbrechung der inneren Zellwandschicht bei Querschnitten, auf die wohl zuerst L. DIPPEL (1867) hinwies, und die später von zahlreichen Autoren immer wieder betont wurde. M. LÜDTKE (1950) konnte die Anwesenheit der Innenschicht an Quer- und Längsschnitten

mit Hilfe der Chlorzinkjodreaktion und der Reaktion mit alkoholischer Phloroglucinsalzsäure feststellen. Besondere Erwähnung verdienen ferner die sehr eingehenden Untersuchungen von H. BUCHER (1953), der mit einer differenzierenden Färbung durch Viktoriablau B die das Lumen der Zelle auskleidende Schicht anfärbte und hierdurch deutliche chemische Unterschiede sowie ein begrenzteres Quellungsvermögen dieser Haut nachwies. Die eindrucksvollen lichtoptischen Bilder zeigen, wie sich diese Wandung auch in die Tüpfelkanäle hineinzieht. BUCHER konnte diese Schicht nicht nur bei Kiefer und Tanne, sondern auch bei Fichte und Lärche anfärben. Diese Tatsache ermöglicht den Schluß, daß nicht nur den Holzarten mit Warzenstruktur eine besondere innere Zellwandschicht eigen ist, sondern daß solche ohne Warzen diese im gleichen Maße besitzen. Die Warzenstruktur stellt daher nur eine durch ihre eigenartige morphologische Ausgestaltung besonders auffallende Form dieser Innenschicht dar. F. v. BEUST (1952) konnte auch bei *Picea excelsa* einen gewissen morphologischen Unterschied zwischen dieser Schicht und der darunterliegenden Zellwand zeigen, da bei ersterer die Fibrillen mehr untereinander verflochten erschienen (ähnlich Abb. 13), während die Fibrillen der letzteren parallel verliefen (ähnlich Abb. 12).

Auch die Bezeichnung der einzelnen Zellwandschichten war je nach der Einstellung des betreffenden Autors über eine individuelle Innenschicht und außerdem je nach seiner mehr morphologisch-anatomisch oder mehr entwicklungsgeschichtlich ausgerichteten Betrachtungsweise recht unterschiedlich. Allgemeine Anerkennung fand in letzter Zeit die von T. KERR und I. W. BAILEY (1934) festgelegte Einteilung, wonach sich die Zellwand in Mittellamelle, Primärwand und Sekundärwand gliedert, und letztere aus Außen-, Zentral- und Innenschicht besteht. M. LÜTDKE (1950) und besonders H. BUCHER (1953) bezeichnen jedoch auf Grund der von ihnen durch Färbung festgestellten chemischen Unterschiede die Innenschicht als Tertiärlamelle[1] und auch F. v. BEUST (1952) und H. HARADA (1952, 1953) verwenden diesen Ausdruck. Da die vorliegenden elektronenmikroskopischen Befunde ergeben haben, daß diese Innenschicht bei etlichen Holzarten außerdem eine auffallende morphologische Eigenstruktur besitzt und ferner von der Zentralschicht mechanisch abgelöst werden kann, erscheint es angebracht, die bislang verwendete Zellwandeinteilung (H. ZIEGENSPECK 1951, R. D. PRESTON 1952, A. B. WARDROP 1954) abzuwandeln, und die Innenschicht der Sekundärwand infolge ihrer besonderen strukturellen und chemischen Konstitution allgemein als Tertiärwand zu bezeichnen. Die verholzte Zellwand der Coniferen würde dadurch wie folgt eingeteilt:

[1] Der Ausdruck „Tertiärwand" dürfte wohl zuerst von C. SANIO (1860) verwendet worden sein.

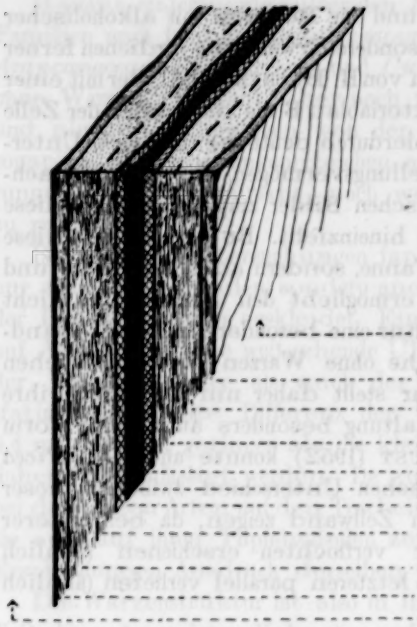


Abb. 15. Schema des Aufbaues der Zellwand.

Zusammenfassung.

1. Mit dem Polymerisationsabdruckverfahren wurden auf der verholzten Zellwand von *Pinus silvestris* außer der bekannten Fibrillenstruktur zahlreiche kleine, warzenförmige Erhebungen beobachtet, die anderen Holzarten wie *Picea excelsa* und *Larix decidua* fehlen.

2. Durch Extraktion mit Aceton oder Behandlung mit heißem Wasser werden diese Warzen nicht verändert. Da sie zudem auch von H. HARADA am Holz japanischer Coniferen mit einem anderen Abdruckverfahren festgestellt werden konnten, müssen sie als echte Bestandteile der verholzten Zellwand angesehen werden.

3. Eingehendere Untersuchungen über die Verteilung und Größe der Warzen wurden am Holz von *Pinus silvestris* durchgeführt. Die Warzen sind sowohl auf den inneren Zellwänden der Längstracheiden, als auch auf den Wandungen der Hoftüpfel vorhanden. Die durchschnittliche Größe und Dichte ihrer Verteilung ist starken Schwankungen unterworfen.

4. Die warzentragende Schicht löst sich bei einer Verletzung der Zellwand relativ leicht von den tieferliegenden Schichten ab, wobei die letzteren stets ohne Warzen sind. Die Warzenstruktur kommt daher nur der sog. „Innenschicht" der Sekundärwand zu.

5. Das Vorhandensein dieser Zellwandstruktur wurde bei 39 Holzarten näher untersucht. Innerhalb der Gattung *Pinus* besitzen einige Kiefern die warzenförmigen Gebilde, andere hingegen nicht. Bei allen geprüften Tannen wurde immer die Warzenstruktur beobachtet, während sie den Fichten und Lärchen stets fehlt.

6. Da für die „Innenschicht" der Sekundärwand über die bereits bekannten chemischen und polarisationsoptischen Unterschiede hinaus hiermit auch eine deutliche strukturelle Eigenheit nachgewiesen werden konnte, wird für diese Schicht die allgemeine Bezeichnung „Tertiärwand" vorgeschlagen.

Literatur.

Beust, F. v.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Holz und Lignin. Diss. Bern 1952. — Bucher, H.: Die Tertiärlamelle von Holzfasern und ihre Erscheinungsformen bei Coniferen. Attisholz bei Solothurn 1953. — Dippel, L.: Das Mikroskop. 1867. — Fischbein, I. W.: Electron microscopy of wet biological tissues by replica techniques. J. Appl. Physics. **21**, 1199—1204 (1950). — Frey-Wyssling, A., u. H. Bosshard: Über den Feinbau der Schließhäute in Hoftüpfeln. Holz als Roh- u. Werkstoff **11**, 417—420 (1953). — Harada, H.: Electron-microscopic investigation on the wart-like (particle) structure of conifer tracheids. J. Jap. Forestry Soc. **35**, 393—396 (1953). — Harada, H., and Y. Miyazaki: The electron-microscopic observation of the cell wall of conifer tracheids. J. Jap. Forestry Soc. **34**, 350—352 (1952). — Hartig, Th.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Zelle. 1843. — Kerr, Th., and I. W. Bailey: Structure, optical properties and chemical composition of the so-called middle lamella. J. Arnold Arboretum **15**, 327—349 (1934). — Kobayashi, K., u. N. Utusumi: 1951, zit. bei H. Harada 1953. — Liese, W.: Demonstration elektronenmikroskopischer Aufnahmen von Nadelholztüpfeln. Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 31—32 (1951). — Liese, W.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an verblautem Kiefernholz. Ber. dtsch. bot. Ges. **46**, 427—428 (1953). — Liese, W., u. M. Fahnenbrock: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Bau der Hoftüpfel. Holz als Roh- u. Werkstoff **10**, 197—201 (1952). — Liese, W., u. M. Fahnenbrock-Hartmann: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Hoftüpfel der Nadelhölzer. Biochim. et Biophysica Acta **11**, 190—198 (1953). — Lüdtke, M.: Zur Morphologie und Chemie der pflanzlichen Faserzellwand. Holzforschung **7**, 65—78 (1950). — Mennenöh, S., u. M. Fahnenbrock: Über das Polymerisationsabdruckverfahren in der Übermikroskopie. Z. wiss. Mikrosk. **60**, 203—211 (1951). — Preston, R. D.: The molecular architecture of plant cell walls. London 1952. — Sanio, C.: Einige Bemerkungen über den Bau des Holzes. Bot. Z. **18**, 193 (1860). Zit. nach H. Bucher 1953. — Wardrop, A. B.: The fine-structure of the conifer tracheid. Holzforschung **8**, 12—29 (1954). — Ziegenspeck, H.: Der submikroskopische Bau des Holzes im Vergleich mit dem der Fasern im allgemeinen. In H. Freunds Handbuch der Mikroskopie in der Technik, Bd. V, Teil 1, S. 369 bis 456. 1951.

Dr. W. Liese, Freiburg i. Br., Forstbotan. Institut der Universität.

Planta, Bd. 44, S. 286—318 (1954).

Aus dem Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Humboldt-Universität Berlin
(Direktor: Prof. Dr. VODERBERG).

DAS ZUSAMMENWIRKEN VON WUCHS- UND HEMMSTOFFEN BEI DER KORRELATIVEN KNOSPENHEMMUNG.

I. Mitteilung.

Von

EIKE LIBBERT.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 22. Mai 1954.)

1. Einleitung.

Wie ich in einer vorangegangenen Arbeit (LIBBERT 1954) gezeigt habe, läßt sich das Zustandekommen der korrelativen Hemmungen, besonders der Knospenhemmung, nur mit Hilfe der SNOW*schen Hypothese der indirekten Hemmung* (SNOW 1937) erklären, während die direkte Hemmung (THIMANN 1937) dabei höchstens eine untergeordnete Rolle spielt.

Die SNOWsche Hypothese sagt aus, daß unter Einwirkung des von der Sproßspitze einer Pflanze abgegebenen Wuchsstoffes ein spezifischer Hemmstoff (SNOWscher Hemmstoff, Korrelationshemmstoff) entstünde. Dieser Hemmstoff soll sich durch basi- und akropetale Ausbreitung in der Pflanze auszeichnen, gegen seine Wirkung sollen nur die Pflanzenteile, die vom Wuchsstoff direkt, also auf basipetalem Wege, erreicht werden können, durch den Einfluß eben dieses Wuchsstoffes geschützt sein.

Nach der SNOWschen Hypothese ist also ein hypothetischer Hemmstoff Träger der Hemmung. Nach der anderen wichtigen Hypothese über die korrelative Hemmung *(Hypothese der direkten Hemmung,* THIMANN *1937)* ist der Wuchsstoff selbst Träger der korrelativen Hemmung. Nach SNOW ist eine Knospe darum gehemmt, weil der Wuchsstoff nicht in sie eindringen und sie nicht gegen den Korrelationshemmstoff schützen kann. Nach THIMANN ist eine Knospe darum gehemmt, weil sie eine große Empfindlichkeit gegen Wuchsstoff besitzt und Wuchsstoff in für die Knospe überoptimaler Konzentration in sie eindringt. Näheres über die genannten und andere Hypothesen bezüglich der korrelativen Hemmung vgl. man bei THIMANN 1939, SÖDING 1952, LIBBERT 1954..

Es war bisher nicht gelungen, den hypothetischen Korrelationshemmstoff zu isolieren. Es dürfte aber möglich sein, dem Problem des Korrelationshemmstoffes dadurch näherzukommen, daß die Abhängigkeit des Austreibens von Knospen von zugeführten Hemmstoffen

und Wuchsstoff-Hemmstoffgemischen untersucht wird. Dabei müssen Pflanzenteile verwendet werden, die selbst möglichst arm an Hemmstoffen (jedenfalls wurzellos, s. unten) sind, etwa ruhende Achselknospen mit einem kurzen Stück der beiden darüber- bzw. darunterliegenden Internodien. Das wurde in dieser Arbeit durchgeführt, und es sei schon hier gesagt, daß ein Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Hemmung bewiesen wird. Dadurch wird, wie in der Schlußdiskussion gezeigt werden wird, die Snowsche Hypothese erneut bewiesen.

Bei der Suche nach geeigneten Hemmstoffen fiel die Wahl auf die Stoffklasse der ungesättigten Laktone, weil diese im Pflanzenreich allgemein verbreitet sind (Späth 1937, Goodwin und Kavanagh 1950). Sie wurden vorwiegend in Wurzeln nachgewiesen, und gerade die Wurzel hat, wie in dieser Arbeit gezeigt werden wird, für das Zustandekommen der korrelativen Hemmung eine besondere Bedeutung. — Bisher stand mir zu meinen Versuchen nur das Cumarin zur Verfügung.

Snow (1937) schreibt, daß die Theorie der indirekten Hemmung „may be need to be still further widened, and the details need to be worked out". Das wird in der vorliegenden Arbeit versucht. Ausgehend von den bei der Untersuchung des Zusammenwirkens von Wuchsstoffen und Hemmstoffen gefundenen Tatsachen wurde der Hemmstoffhaushalt eines Objektes im Zusammenhang mit der korrelativen Hemmung untersucht. Dabei konnte auch der hypothetische Snowsche Hemmstoff aufgefunden werden.

Ausgehend von den neuen Erkenntnissen, wird dann in der Diskussion die Frage der korrelativen Hemmung einer erneuten eingehenden Besprechung unterzogen.

2. Methodik.

Es wurde ausschließlich mit *Pisum sativum*, Sorte Senator, gearbeitet. Über Herkunft der Samen, Anzucht der Pflanzen sowie auch Herkunft verwendeter Chemikalien vgl. Libbert 1954. Bei späteren Versuchen erfolgte die Anzucht nicht im Brutschrank, sondern im thermokonstanten Dunkelraum bei 27° C.

Bei der Untersuchung der Abhängigkeit des Knospentreibens von Wuchs- und Hemmstoffen wurde vorwiegend mit „isolierten Knoten" gearbeitet. Damit sind kurze Sproßteile gemeint, die außer einem Knoten (dem 1. oder 2.) nur noch je 1 cm der beiden angrenzenden Internodien enthielten. Sie wurden 7—8 Tage alten Pflanzen entnommen und in Petrischalen (Durchmesser 10 cm) übertragen, deren Boden mit 25 g analysenreinem Sand bedeckt war, und die außerdem 9 cm^3 der zu untersuchenden Wuchsstoff- und/oder Hemmstofflösung mit einem 2%igen Glucosezusatz enthielten. Die isolierten Knoten wurden in den nassen Sand leicht eingedrückt, und zwar so, daß das schuppenförmige Niederblatt mit der in seiner Achsel stehenden Knospe nach oben gerichtet war. Die Petrischalen mit Sand und Lösung wurden täglich gewechselt. Alle Versuche wurden bei 27° im Dunkelthermostaten durchgeführt. Abweichungen von dieser Methodik (Verwendung anderer Pflanzenteile, andere Kulturgefäße) werden im Text erwähnt.

Zur Bereitung von IES-Lösungen und -Pasten vgl. LIBBERT 1954. Cumarin stammte von der Fa. Laborchemie Apolda. Es wurde ebenso wie IES behandelt. β-Indolylessigsäure wird stets als IES bezeichnet.

Zur Methodik der Wuchsstoffbestimmung vgl. LIBBERT 1954.

Hemmstoffe mit keimungshemmender Wirksamkeit wurden folgendermaßen bestimmt: 100 *Lepidium*samen (Ernte 1953, zum Test verwendet 1954) wurden in Petrischalen (8 cm Durchmesser) auf 16 g Quarzsand, der mit 5 cm³ der auf ihren Hemmstoffgehalt zu prüfenden Lösung getränkt war, zur Keimung ausgelegt, und zwar in einem Dunkelthermostaten bei 27°. Die gekeimten (Keimung = erstes Sichtbarwerden der Keimwurzel) Samen wurden nach etwa 16 Std zum erstenmal, nach 24 Std zum zweitenmal, nach 40 Std zum drittenmal ausgezählt. Die statistische Sicherung erfolgte nach der Formel

$$\sigma_{\text{diff}} = \sqrt{\frac{p_1 \cdot q_1}{n_1} + \frac{p_2 \cdot q_2}{n_2}} \,,$$

vgl. S. 293 dieser Arbeit. Die hemmstoffhaltigen Extrakte wurden folgendermaßen gewonnen: Die fein zerschnittenen Pflanzenteile wurden etwa 24 Std bei 1—2° C mit peroxydfreiem Äther extrahiert. Auf 10 g Frischgewicht wurden ungefähr 30 cm³ Äther verwendet. Dem ätherischen Extrakt wurde Aqua dest. zugesetzt, der Äther auf dem Wasserbad abdestilliert, die wäßrige Lösung filtriert und auf dem Wasserbad meist auf $^1/_3$ des Frischgewichts der extrahierten Pflanzenteile eingeengt. Der so erhaltene wäßrige Extrakt wurde in die Testschalen gebracht und als 3/1-Hemmstofflösung bezeichnet. Zuweilen wurden Verdünnungen der 3/1-Hemmstofflösung (meist 1/1) hergestellt.

Die zum Keimungshemmstofftest verwendeten Samen lieferte der Botanische Garten des Institutes für Landwirtschaftliche Botanik, Berlin.

Meßreihenstatistische Sicherung erfolgte nach PÄTAU (1943), in dieser Arbeit wird stets der P-Wert angegeben. Ereignisstatistische Sicherung geschah nach HOSEMANN (1949), vgl. S. 293 dieser Arbeit. Auch in diesem Falle gebe ich den P-Wert an.

Die Konzentration wäßriger IES- und Cumarinlösungen gebe ich stets in g/cm³ an, die Konzentration von Pasten in %.

Zur Kennzeichnung der verschiedenen Achselknospen werden diese unter Fortlassung der Kotyledonarknospen von unten nach oben numeriert: Die Knospe des 1. (unteren) Niederblattes wird als 1. Knospe, die des 2. (oberen) Niederblattes als 2. Knospe bezeichnet usw.

3. Die Wirkung von Wuchsstoffen auf das Knospentreiben.

Es soll im folgenden zunächst die Abhängigkeit des Knospentreibens von IES-Lösungen untersucht werden. Um von Wurzeln, Keim- und Laubblättern ausgehende Sekundärwirkungen auszuschalten, wurde mit „isolierten Knoten" (vgl. Methodik) gearbeitet. Es wurden immer nur 1. oder 2. Knoten verwendet, da sich beide etwas verschieden verhielten (Abschnitt 8). Die Auswertung wurde in doppelter Weise vorgenommen: Es wurden erstens täglich die Anzahl der „getriebenen"[1] Knospen (in Prozent) bestimmt und zweitens an einem Tage des Versuches die

[1] „getrieben": Sichtbarwerden der Knospe unter dem Niederblatt, ohne daß dieses abgehoben zu werden brauchte, die Knospen waren zu diesem Zeitpunkt etwa 3,6 mm lang (LIBBERT 1954).

Länge der Knospen gemessen (mit dem Stechzirkel oder unter dem Mikroskop). Aus Abb. 1 ist ersichtlich, daß beide Methoden im Prinzip übereinstimmende Ergebnisse lieferten.

Das Verhalten isolierter 2. Knoten (die 1. verhielten sich ebenso) gegen IES zeigt Abb. 1. Es ist ersichtlich, daß IES-Konzentrationen bis hinauf zu 10^{-6} g/cm³ das Knospentreiben nicht beeinflußten. Nur durch die hohe Konzentration 10^{-5} wurden die Knospen gehemmt (statistisch gesichert). Selbst die vollständige Hemmung durch IES 10^{-4} war völlig reversibel: Wurden die siolierten Knoten nach 14tägigem Aufenthalt in dieser Lösung in Schalen ohne IES übertragen, waren 50% von ihnen nach eben derselben Zeit getrieben, wie sie die Kontrollen (ohne IES) von der Isolation bis zum 50%igen Austreiben brauchten. Irgendwelche morphologischen Veränderungen konnten auch an Knospen, die durch IES 10^{-4} gehemmt waren, mikroskopisch nicht festgestellt werden.

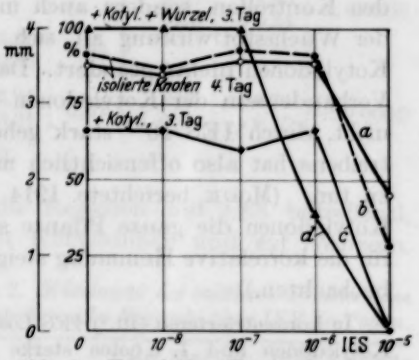


Abb. 1. Korrelative Knospenhemmung durch IES-Lösungen. Abszisse: Konzentration IES in g/cm³. Ordinate: Zahl der getriebenen Knospen in % bzw. Länge der Knospen in mm. *a*, *b* Isolierte Knoten; *c* mit Kotyledonen; *d* mit Kotyledonen und Wurzeln; *a* Knospenlänge; *b*, *c*, *d* Zahl der getriebenen Knospen; *a*, *b* 4. Versuchstag; *c*, *d* 3. Versuchstag.

Le Fanu (1936) konnte an einknotigen Stecklingen, die allerdings ein Laubblatt enthielten und belichtet wurden, Knospenhemmung durch basal zugeführte IES in der Konzentration $5 \cdot 10^{-6}$ erreichen. Skoog (1939) hemmte isolierte Erbsenendknospen bereits durch IES $4 \cdot 10^{-7}$; doch läßt sich seine Methodik nicht mit der von mir angewandten vergleichen: Skoog verwendete nur ein embryonales Organ, während bei meinen Versuchen die korrelative Hemmung die embryonale Seitenknospe über ein ausgewachsenes Gewebe erreichte. Went (1939) schrieb, daß an etiolierten einknotigen *Pisum*-Stecklingen, die mit der Basis in Zuckerlösung gestellt wurden, „practically no bud growth occured" (wenn nicht zwischen Dekapitation und Abtrennung des Schnittlings von den unteren Pflanzenteilen 1—2 Tage verstrichen). Entsprechendes kann ich nicht bestätigen (vgl. auch die Versuche auf S. 299 dieser Arbeit).

Wurden nicht isolierte Knoten in die Petrischalen gebracht, sondern aus Kotyledonen, 1. Internodium und 1. Knoten bestehende Pflanzenteile, so wurde das Treiben der Knospen sehr beschleunigt. (Gleiches ist aus einem der beiden von Went 1938a veröffentlichten Versuche zu entnehmen.) Es trieb auch hier stets die Knospe des 1. Knotens, nicht eine der Kotyledonarknospen. Stellte ich für jede Knospe den Treibtermin (von der Isolierung bis zum Treiben verstrichene Zeitspanne, in Tagen) fest und berechnete für die Kontrollen (ohne IES) jedes Versuches den „mittleren Treibtermin", faßte ich weiter den

mittleren Treibtermin der Kontrollen eines Versuches als Meßwert auf und die mittleren Treibtermine der Kontrollen aller gleichartigen Versuche als Meßreihe, so erhielt ich als Mittelwert der mittleren Treibtermine für isolierte 1. Knoten einen Wert von 5,7 $\pm$ 0,6 Tagen, für 1. Knoten mit Internodium und mit Kotyledo einen Wert von 3,0 $\pm$ 0,1 Tagen. Beide Werte ließen sich mit $P = 0{,}0006$ gegeneinander statistisch sichern.

Diese Beschleunigung des Austreibens findet aber nicht nur bei den Kontrollen, sondern auch in allen Wuchsstofflösungen statt. An der Wuchsstoffwirkung an sich wird durch das Vorhandensein der Kotyledonen nichts geändert. Das ist aus Abb. 1 ersichtlich: Auch bei Vorhandensein der Kotyledonen wird das Austreiben durch IES 10^{-6} nicht, durch IES 10^{-5} stark gehemmt. Die Beschleunigung des Austreibens hat also offensichtlich mit der korrelativen Hemmung nichts zu tun. (MOGK berichtete 1914 für *Faba*, daß das Abschneiden der Kotyledonen die ganze Pflanze schwäche und so die Empfindlichkeit für die korrelative Hemmung steigere. Entsprechendes konnte ich nicht beobachten.)

In konzentrierteren (10^{-5}) IES-Lösungen entstanden bei den Internodien mit Kotyledonen und 1. Knoten starke apikale Schwellungen, was bei isolierten Knoten nicht der Fall war. Jedoch stehen diese Schwellungen nicht direkt kausal mit der Knospenhemmung in Zusammenhang: Zum Beispiel waren in einem Versuch am 4. Tage nach der Dekapitation 50% aller in IES 10^{-5} liegenden Pflanzenteile apikal stark verdickt, die übrigen gar nicht. An diesem Tage waren bei der Hälfte der verdickten, aber nur bei dem 6. Teil der nicht verdickten Pflanzen die Knospen getrieben. Auch SKOOG (1939) berichtete, daß bei Anwendung gleich starker IES-Konzentrationen gerade die Knospen *der* Pflanzen am stärksten treiben, die am stärksten geschwollen sind.

Wurde den Pflanzen außer den Keimblättern noch die Wurzel belassen, wurden also in die Petrischalen ganze, nur über dem 1. Knoten dekapitierte Pflanzen gebracht, so wurde dadurch das Knospentreiben noch mehr beschleunigt: Mittelwert der mittleren Treibtermine: 2,15 $\pm$ 0,15 Tage, der Unterschied gegen Pflanzenteile ohne Wurzel, aber mit Keimblättern ist statistisch gesichert (z. B. in dem Versuch der Tabelle 1 mit $P < 0{,}0002$). Auch hierzu vgl. man WENT (1938a).

Bei Vorhandensein der Wurzel ergab sich aber eine wichtige Änderung in der Reaktion auf IES: IES 10^{-6}, eine Konzentration, die an wurzellosen Pflanzenteilen das Austreiben gar nicht hemmte, bewirkte bei bewurzelten Pflanzenteilen eine starke Hemmung (Abb. 1). Diese doppelte *Wirkung der Wurzel:* Förderung des Knospentreibens einerseits, *Verstärkung der durch Wuchsstoff bedingten korrelativen Knospenhemmung* andererseits, geht aus Tabelle 1 sehr deutlich hervor.

Wurden den Pflanzen die Wurzeln zwar belassen, aber die Keimblätter entfernt, ergab sich, die Geschwindigkeit des Austreibens betreffend, dasselbe Bild wie bei Pflanzen mit Kotyledonen ohne

Tabelle 1. ***Korrelative Hemmung der Knospe an bewurzelten und nichtbewurzelten Pflanzenteilen.*** Pflanzenteile: 1. Knoten + 1. Internodium + Keimblätter (± Wurzel). Versuch vom 16.—20. 11. 53.

		Ohne Wurzel			Mit Wurzel		
		ohne IES	IES 10^{-4}	*P*	ohne IES	IES 10^{-4}	*P*
Zahl der getriebenen Pflanzen	2. Tag	29%	33%		100%	33%	$<0{,}0002$*
	3. Tag	54%	65%		100%	93%	
Längenmessung am . . . . . in mm	2. Tag				6,03 ± 0,28	4,45 ± 0,24	$<0{,}0002$
	3. Tag	5,32 ± 0,57	5,90 ± 0,36	0,35			
Mittlerer Treibtermin in Tagen		3,22 ± 0,24	2,94 ± 0,21	0,51	2,00 ± 0,00	2,74 ± 0,15	$<0{,}0002$

* Zur Berechnung von *P* vgl. S. 293.

Wurzeln (s. Tabelle 2); dagegen die Reaktion auf IES betreffend, dasselbe Bild wie bei Pflanzen mit Kotyledonen und mit Wurzeln. Daß die Wurzeln das Knospentreiben günstiger beeinflussen als die Keimblätter, wie WENT (1938a) betonte, wurde nicht festgestellt.

Tabelle 2. ***Mittelwerte der mittleren Treibtermine der Kontrollen aller Versuche ohne IES, in Tagen.***

	Mit Kotyledo	Ohne Kotyledo
Mit Wurzel . . .	2,15 ± 0,15	3,0 ± 0,3
Ohne Wurzel . .	3,0 ± 0,1	5,7 ± 0,6

4. Die Wirkung von Hemmstoffen auf das Knospentreiben.

Bei der Auswahl des Hemmstoffes, mit dem versucht werden sollte, das Knospentreiben zu beeinflussen, fiel aus folgenden 4 Gründen die Entscheidung auf einen Stoff aus der Gruppe der ungesättigten Laktone: 1. Diese sind in Pflanzen weit verbreitet (s. z. B. SPÄTH 1937, GOODWIN und KAVANAGH 1950). 2. Sie wurden sehr häufig in Wurzeln nachgewiesen, und die Wurzel spielt, wie wir oben gesehen haben, bei dem Zustandekommen der korrelativen Hemmung eine Rolle. 3. Ein ungesättigtes Lakton, Scopoletin, wurde gerade in Erbsenwurzeln nachgewiesen (GOODWIN und KAVANAGH 1948, 1949). 4. Die ungesättigten Laktone hemmen nicht nur das Längenwachstum, sondern auch die Keimung, besonders die Keimung physiologisch noch nicht voll ausgereifter, also sich ± tief in „dormancy" befindender Samen, und zwar die letztere bereits in geringeren Konzentrationen als das Wachstum (*Lepidium*-Wurzelwachstum durch Cumarin 10^{-6} nicht, durch Cumarin 10^{-5} um mehr als 50% gehemmt; *Lepidium*-Keimung[1] durch

[1] Die Beeinflussung der Keimung von *Lepidium*-Samen durch Cumarin ist stark abhängig vom Alter der Samen: Die Keimung im Herbst geernteter Samen wird im darauffolgenden Januar viel stärker gehemmt als einige Monate später. Die Angaben über die *Lepidium*-Keimung in der Abb. 2 beziehen sich auf die Keimung im Januar nach dem Erntejahr.

Cumarin 10^{-7} schwach, durch Cumarin 10^{-6} um 50% gehemmt: Abb. 2). Nun stellt die Keimung, besonders solcher Samen, die physiologisch noch nicht voll ausgereift sind, einen Übergang von einem Ruhe- in einen aktiven Zustand dar, ist also in dieser Hinsicht mit dem Knospentreiben vergleichbar, so daß eine spezifische Hemmung des Knospentreibens durch ungesättigte Laktone eventuell zu erwarten ist. (Übrigens gab PLCH 1936 an, daß Apfelsaft das Knospentreiben hemmen soll, und machte dafür den Blastokolingehalt des Saftes verantwortlich.)

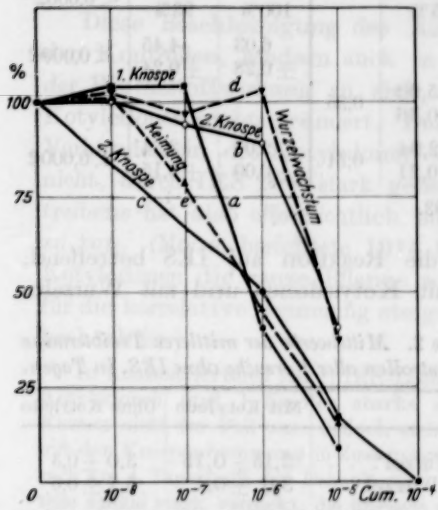


Abb. 2. Relative Hemmungen durch Cumarinlösungen. (Kontrolle ohne Cumarin = 100%). Abszisse: Konzentration Cumarin g/cm³. Ordinate: Relatives Knospentreiben, Wachstum oder Keimung. *a*, *b* Knospenhemmung, 1. Versuch (7 Tage); isolierte Knoten; *a* 1. Knoten; *b* 2. Knoten; *c* Knospenhemmung, 2. Versuch (7 Tage); isolierte 2. Knoten; *d* Hemmung des Kressewurzelwachstums, 27 Std (variierter Kressewurzeltest, LIBBERT 1953); *e* Hemmung der Keimung von Kressesamen[1], 16 Std (Methodik s. Abschnitt 2).

Abb. 2 zeigt den Einfluß von Cumarinlösungen mit 2%igem Glucosezusatz auf das Austreiben von Knospen (isolierte Knoten; auch die Cumarinlösungen wurden täglich erneuert, das erwies sich als notwendig, sonst wurden völlig unregelmäßige Ergebnisse erzielt). Es ist ersichtlich, daß die erzielte Hemmung starken Schwankungen unterworfen war (das gilt nur für die 2. Knospe; die an 1. Knospen erzielte Hemmung war in allen Versuchen gleich stark): In einem der dargestellten Versuche hemmte Cumarin 10^{-6} die 2. Knospe stark und mit statistischer Sicherheit, in dem anderen schwach (oder gar nicht?). Von diesen Schwankungen wird noch in Abschnitt 8 die Rede sein. Folgende Abhängigkeiten traten jedoch regelmäßig auf: *Konzentrationen von 10^{-8} g/cm³ Cumarin und darunter waren stets ohne jeden Einfluß auf das Knospentreiben.* Mit Cumarin 10^{-7} selten erzielte schwache Hemmungen fielen nie aus der Fehlergrenze heraus. *Cumarin 10^{-6} hemmte die Knospe des 1. Knotens stets* (um etwa 50%), *die des 2. Knotens zuweilen.* Das Knospentreiben wenigstens des 1. Knotens wird also durch Cumarin stärker gehemmt als z. B. das Wurzelwachstum. Abb. 2 zeigt, wie sich die (wenigstens die 1.) Knospen in ihrer Empfindlichkeit gegen Cumarin zwischen Wurzeln und (physiologisch noch nicht voll ausgereifte) keimende Samen einfügen (über das abweichende Verhalten der 2. Knospen vgl. Abschnitt 8).

Die durch Cumarin erzielte Knospenhemmung war reversibel. (Dasselbe wies NUTILE 1945 für die Keimungshemmung und AUDUS

[1] Siehe Fußnote S. 291.

1948 für die Wurzelwachstumshemmung durch Cumarin nach.) Selbst die durch Cumarin 10^{-4} erzielte völlige Hemmung war reversibel: Wurden in einem Versuch die isolierten Knoten nach 11tägigem Aufenthalt in Cumarin 10^{-4} in reine Glucose übertragen, so waren nach 7,3 (1. Knospe) bzw. nach 6,5 (2. Knospe) Tagen 50% aller Knospen getrieben, während bei den Kontrollen (von Anfang an in reiner Glucose) nach 5,3 (1. Knoten) bzw. nach 3,3 (2. Knoten) Tagen 50% aller Knospen getrieben waren. Daß die durch Cumarin erzielte Hemmung nicht so vollständig reversibel zu sein scheint wie die durch IES erzielte, führe ich darauf zurück, daß IES von den Pflanzenteilen leichter wieder abgegeben wird, da ein ausgesprochenes Leitvermögen besteht.

Cumarin 10^{-3} wirkte toxisch: Die Pflanzenteile waren nach wenigen Tagen tot.

5. Die Wirkung von Wuchsstoff-Hemmstoff-Gemischen auf das Knospentreiben.

Um ein eventuelles Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der Knospenhemmung zu prüfen, wurden isolierte (1. oder 2.) Knoten auf Sand in Petrischalen übertragen, der mit IES-Cumaringemischen verschiedener Konzentrationen mit 2% Glucosezusatz getränkt war. Die bei Verwendung geringer Cumarinkonzentrationen (10^{-8}, 10^{-7} g/cm³) erhaltenen Ergebnisse zeigt Abb. 3 für den 1. Knoten. Am 2. Knoten wurden prinzipiell gleiche Ergebnisse erzielt. Abb. 3 ist das Ergebnis eines einzigen Versuches. Jeder Meßpunkt: 25—30 isolierte Knoten.

Die statistische Sicherung erfolgte in diesen Versuchen in dreifacher Weise:

1. An einem Tage (2., 3. oder 4. Tag nach der Isolierung) wurde die Länge aller Knospen gemessen, die Sicherung erfolgte meßreihenstatistisch nach PÄTAU (1943). Zur mikroskopischen Messung wurden die Knospen vorher herausgeschnitten, der Versuch mußte dann natürlich beendet werden.

2. Die bei den einzelnen Knoten vom Zeitpunkt der Isolierung bis zum Austreiben verstrichenen Tage wurden als Meßwerte aufgefaßt, es wurde für jedes IES-Cumaringemisch der „mittlere Treibtermin" und weiter meßreihenstatistisch P berechnet, ebenfalls nach PÄTAU. Das Verfahren hat den Vorteil, daß nicht nur einem bestimmten Tage zugehörige Werte erfaßt werden, sondern alle.

3. Täglich wurde die Anzahl der getriebenen Knospen (in %) bestimmt. Die Sicherung erfolgte ereignisstatistisch: Berechnung der mittleren Streuung der Differenz nach der Formel

$$\sigma_{\text{diff}} = \sqrt{\frac{p_1 \cdot q_1}{n_1} + \frac{p_2 \cdot q_2}{n_2}},$$

vgl. HOSEMANN 1949. Dabei bedeuten p_1, p_2: Zahl der getriebenen Knospen, q_1, q_2: Zahl der nichtgetriebenen Knospen (beides in auf 1 bezogenen Verhältniszahlen); n_1, n_2: absolute Zahl der Knospen. Aus σ_{diff} wurde t berechnet nach

$$t = \frac{p_1 - p_2}{\sigma_{\text{diff}}},$$

und aus t und m wurde schließlich nach PÄTAU P bestimmt. Das Verfahren mag bei kleinem n nicht ganz einwandfrei sein, bei der hier verwendeten Zahl von

Objekten ($n = 20$—30) erwies es sich jedoch, daß diese Art der statistischen Sicherung einen strengeren Maßstab darstellte als die meßreihenstatistische Sicherung: Die Methode 1 ergab kleinere Werte für P als die Methode 3.

In den untenstehenden Tabellen bedeutet P_1 die aus der Längenmessung berechnete statistische Sicherung, P_2 die aus dem mittleren Treibtermin errechnete statistische Sicherung, P_3 die ereignisstatistisch

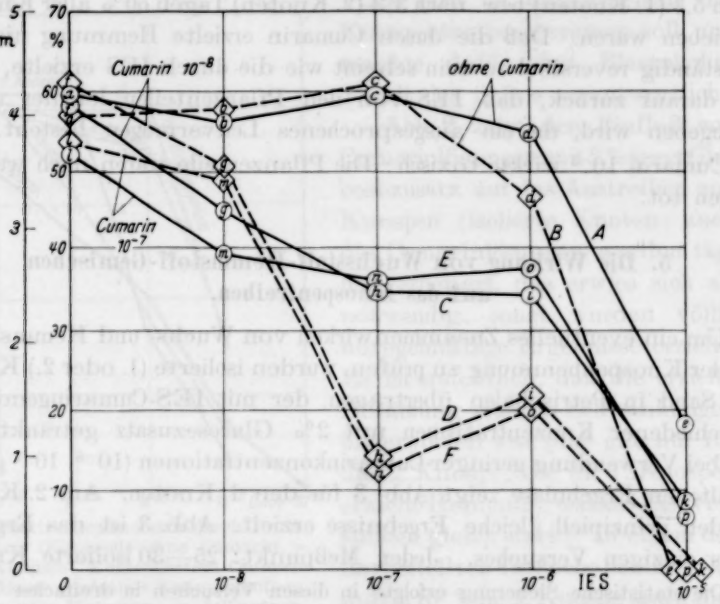


Abb. 3. Hemmung des Knospentreibens (1. Knospe) durch IES/Cumarinlösungen. Isolierte Knoten. Abszisse: Konzentration IES g/cm³. Ordinate: Zahl der getriebenen Knospen in % bzw. Länge der Knospen in mm. *A*, *B* Ohne Cumarin; *C*, *D* mit Cumarin 10^{-8}; *E*, *F* mit Cumarin 10^{-7}; *A*, *C*, *E* Knospenlänge am 4. Tag; *B*, *D*, *F* Zahl der getriebenen Knospen in %.

berechnete Sicherung, und zwar für den Versuchstag, an dem P_3 am kleinsten war. Dabei bedeuten die Zeichen xx: $P \leq 0{,}0027$; x: $0{,}0027 < P \leq 0{,}01$; 0: $0{,}01 < P \leq 0{,}05$; 00: $0{,}05 < P$. Die in Klammern gegebenen Buchstaben beziehen sich auf die Abb. 3 und geben die Kurvenpunkte an, aus deren Differenz der jeweilige P-Wert berechnet wurde.

Aus Abb. 3 (und anderen gleichartigen Versuchen) lassen sich folgende Ergebnisse ableiten:

1. Durch Cumarin 10^{-8} und 10^{-7} hervorgerufene geringe Förderungen und Hemmungen lagen weit innerhalb der Fehlergrenze:

	P_1	P_2	P_3
Cum 10^{-8} (a—f)	00	00	00
Cum 10^{-7} (a—l)	00	00	00

2. IES allein bewirkte erst bei 10^{-5} eine deutliche Hemmung. Zuweilen auftretende geringe Hemmungen durch 10^{-6} lagen immer innerhalb der Fehlergrenze.

		P_1	P_2	P_3
IES 10^{-6}	(a—d)	00	00	00
IES 10^{-5}	(a—e)	xx	xx	xx

3. Bei Gegenwart von Cumarin 10^{-8} bewirkte IES bereits in der Konzentration 10^{-7} eine deutliche Hemmung (gegen Cumarin 10^{-8} allein, natürlich auch gegen die Kontrolle ohne IES und ohne Cumarin). Eine (fast regelmäßig auftretende) schwächere Hemmung durch IES 10^{-8} ließ sich bestenfalls mit $P = 0{,}02$ (2. Knoten, mittlerer Treibtermin) sichern.

		P_1	P_2	P_3
IES 10^{-8}	(f—g)	00	00	00
IES 10^{-7}	(f—h)	xx	xx	xx
IES 10^{-6}	(f—i)	xx	xx	xx
IES 10^{-5}	(f—k)	xx	xx	xx

4. Dasselbe gilt für Cumarin 10^{-7}.

5. Während (s. oben) Cumarin 10^{-8} selbst nicht hemmte, wirkte Cumarinzusatz (10^{-8}) zu einer gegebenen IES-Konzentration im Vergleich zu dieser allein stark hemmend. Die Hemmung war bei IES 10^{-7} bis 10^{-5} statistisch gesichert, dagegen nicht bei IES 10^{-8} (zuweilen auch nicht bei IES 10^{-5}).

		P_1	P_2	P_3
IES 10^{-8}	(b—g)	0	00	00
IES 10^{-7}	(c—h)	xx	xx	xx
IES 10^{-6}	(d—i)	xx	xx	x
IES 10^{-5}	(e—k)	xx	xx	xx

6. Dasselbe gilt für Cumarin 10^{-7}.

Das wichtige, in vielen Versuchen beobachtete und jederzeit reproduzierbare Ergebnis ist also: *Äußerst geringe Konzentrationen von Cumarin (10^{-8} bis 10^{-7}) erhöhen die Empfindlichkeit der Knospen gegen eine Hemmung durch IES um etwa ein 100faches.* (Ohne Cumarin: IES 10^{-6} hemmte schwach oder gar nicht, IES 10^{-5} hemmte stark. Mit Cumarin: IES 10^{-8} hemmte schwach oder gar nicht, IES 10^{-7} hemmte stark.) Während beispielsweise Cumarin 10^{-8} das Knospentreiben nicht im geringsten hemmte, IES 10^{-7} ebensowenig, brachten beide Komponenten gemeinsam eine beachtliche Hemmung zustande.

Nun ist daraus noch nicht unbedingt auf ein Zusammenwirken von Cumarin und IES zu schließen. Es besteht die Möglichkeit, daß derart schwache Cumarinkonzentrationen (10^{-8}) in einer äußerlich nicht wahrnehmbaren Weise schädigten, und daß (da im allgemeinen geschädigte Organe äußeren Einwirkungen jeder Art stärker ausgesetzt sind) dadurch IES in viel geringeren Konzentrationen hemmend wirkte. Das ist schon

darum unwahrscheinlich, weil Cumarin erst in 100mal stärkerer Konzentration zu äußerlich wahrnehmbaren Hemmungen führte. Daß diese Erklärung aber vollkommen ausgeschlossen werden muß, geht aus folgendem hervor: Wenn eine Kombination von IES mit Cumarin 10^{-8} bzw. 10^{-7} bereits hemmt, müßte eine Kombination von IES mit Cumarin 10^{-6} noch stärker hemmen. Das war keineswegs der Fall: Diese Kombination hemmte gar nicht! Abb. 4 zeigt, daß die Empfindlichkeitserhöhung gegen IES nur von Cumarinkonzentrationen von 10^{-8} bis 10^{-7} bewirkt wurde, Cumarin 10^{-6} war wirkungslos. Cumarin 10^{-5} hemmte zwar in den ersten Tagen des Versuches, doch handelte es sich hier offensichtlich nicht um ein Zusammenwirken mit IES: Cumarin 10^{-5} (ohne IES) hemmte ebenso stark. Die durch Cumarin 10^{-8} und 10^{-7} im Zusammenwirken mit IES bewirkte Hemmung blieb auch bis zum Ende des Versuches bestehen, während die durch Cumarin 10^{-5} (bei Anwesenheit von IES) bewirkte Hemmung nur einige Tage anhielt (Abb. 4).

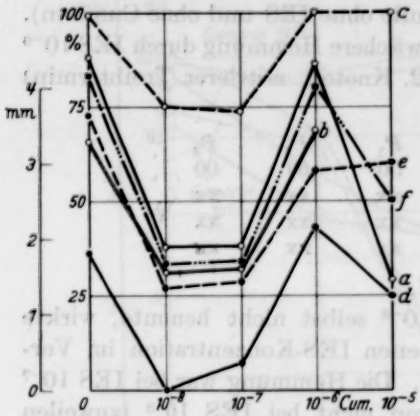


Abb. 4. Hemmung des Knospentreibens durch IES/Cumarinlösungen. Isolierte Knoten. Abszisse: Konzentration Cumarin g/cm³. Ordinate: Zahl der getriebenen Knospen in % bzw. Länge der Knospen in mm. *a*—*e* IES 10^{-7}; *f* IES 10^{-6}; *a*, *b*, *d* 4. Versuchstag; *c*, *e*, *f* 7. Versuchstag; *a*, *b*, *c*, *f* 2. Knospe; *d*, *e* 1. Knospe; *a*, *c*, *d*, *e*, *f* Zahl der getriebenen Knospen in %; *b* Längenmessung.

Da die spezifische Cumarinwirkung (Erhöhung der Empfindlichkeit gegen IES) also unphysiologisch hohen Dosen nicht zukommt, gewinnt man den Eindruck, daß es sich bei dieser Wirkung um ein physiologisches Geschehen handeln muß.

Es muß aber noch auf ein andersartiges Zusammenwirken von IES und Cumarin hingewiesen werden, das nur bei Cumarinkonzentrationen, die, allein geboten, hemmten, stattfand, also bei Cumarin 10^{-5} (2. Knospe) bzw. 10^{-6} bis 10^{-5} (1. Knospe). In diesem Falle konnte die Cumarinhemmung durch IES (10^{-8} bis 10^{-6}) vollständig aufgehoben werden. Das zeigt Abb. 5. Dieser Effekt trat jedoch nicht in allen Versuchen auf und führte nur in einem Falle (dem in Abb. 5 dargestellten) zu einer statistischen Sicherung ($P = 0{,}0009$). Zwei Versuche mit großer Individuenzahl ($n = 50$), die zur Sicherung des meist schwachen Effekts angestellt wurden, ließen diesen völlig vermissen. Wenn also eine Kompensation der durch Cumarin 10^{-6} bis 10^{-5} bewirkten Knospenhemmung tatsächlich stattfand, mußte sie an einem Faktor gebunden sein, der in den vorliegenden Experimenten nicht erfaßt wurde.

Abb. 5 zeigt, daß die Kompensationswirkung (im Falle, daß sie vorhanden war) in den ersten Versuchstagen gar nicht aufzutreten brauchte, später zunächst nur IES 10^{-8} und 10^{-7} zukam, während IES 10^{-6} die Hemmung noch verstärkte,

um schließlich (nach 7—8 Tagen) gerade durch IES 10^{-6} am stärksten bewirkt zu werden.

Es wurde im vorhergehenden gezeigt, daß die Wurzel und Cumarin gleichsinnig wirken: Beide verstärken die Knospenhemmung durch IES, wenn auch Cumarin wirksamer zu sein scheint als die Wurzel. Es fragt sich, ob diese Übereinstimmung eine zufällige ist, oder ob sie auf der gleichen Ursache beruht, das hieße, daß die Wurzel einen Stoff von gleicher Wirksamkeit wie Cumarin, also wohl ein ungesättigtes Lakton, an den Sproß liefere. Im letzteren Falle dürfte an bewurzelten Pflanzen die spezifische Cumarinwirkung, nämlich die Verstärkung der IES-bedingten Knospenhemmung, nicht auftreten.

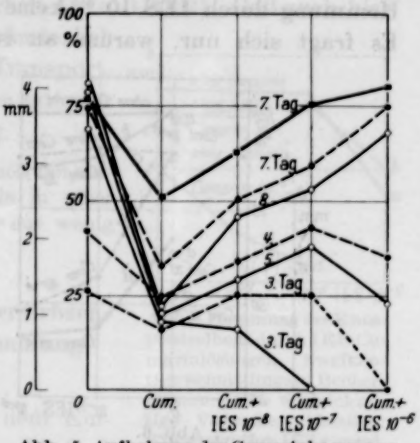


Abb. 5. Aufhebung der Cumarinhemmung des Knospentreibens durch IES. Isolierte Knoten. Abszisse: Konzentration IES g/cm³. Ordinate: Zahl der getriebenen Knospen in % bzw. Länge der Knospen in mm. o——o Cumarin 10^{-5}, 1. Knoten, Zahl der getriebenen Knospen. ●——● Cumarin 10^{-4}, 1. Knoten, Zahl der getriebenen Knospen. ◆═══◆ Cumarin 10^{-5}, 2. Knoten, Längenmessung. Die Ziffern geben den Versuchstag an.

Zunächst wurden die Verhältnisse an wurzellosen, aber Kotyledonen enthaltenden Pflanzenteilen untersucht (Kotyledonen + 1. Internodium + 1. Knoten). Dabei wurde darauf geachtet, daß beide Schnittflächen in den feuchten Sand eintauchten. Abb. 6 zeigt das Ergebnis: Zunächst waren die Knospen solcher Pflanzenteile weniger empfindlich gegen Cumarin: 10^{-6} hemmte gar nicht, 10^{-4} nicht vollständig. IES 10^{-7} und 10^{-6} hemmten ebenfalls gar nicht (vgl. S. 290). Die Kombination Cumarin 10^{-7} + IES 10^{-7} hemmte leicht, in statistisch nicht zu sichernder Weise. Dagegen wurde durch die Kombination Cumarin 10^{-6} + IES 10^{-7} eine beträchtliche Hemmung ($P < 0{,}0002$, Längenmessung) erzielt. Beim Vorhandensein der Kotyledonen wurde also an der spezifischen Wirkung des Cumarins nichts geändert, d. h. auch hier wurde die Empfindlichkeit gegen IES um etwa das 100fache heraufgesetzt. Nur waren größere Cumarinkonzentrationen (10^{-6}) zur Erreichung dieses Effektes notwendig; parallel damit war ja auch zur Erreichung der Cumarinhemmung (ohne IES) eine größere Cumarinkonzentration erforderlich. Der Grund hierfür mag in einem Transportproblem liegen: Der Weg von der basalen Schnittfläche zur gehemmten Knospe war bei dieser Versuchsanordnung natürlich größer als bei isolierten Knoten, und da die Transpiration bei den beschriebenen Versuchen völlig ausgeschaltet war, dürfte die Leitung von Stoffen, für die

nicht, wie für Wuchsstoffe, ein ausgesprochener Transportmechanismus besteht, über größere Strecken erschwert gewesen sein.

Es wurden dann die Verhältnisse an bewurzelten Pflanzenteilen (ganze Pflanze, 1 cm über dem 1. Knoten dekapitiert) untersucht. Die Ergebnisse zeigt Abb. 7. Es ist ersichtlich, daß das *Cumarin an der durch die Wurzel bereits gesteigerten Empfindlichkeit gegen IES nichts änderte.* Sowohl mit als auch ohne Cumarin (10^{-8} bis 10^{-6}) wurde eine Hemmung durch IES 10^{-6}, keine Hemmung durch IES 10^{-7} erreicht. Es fragt sich nur, warum an isolierten Knoten mit Cumarin eine

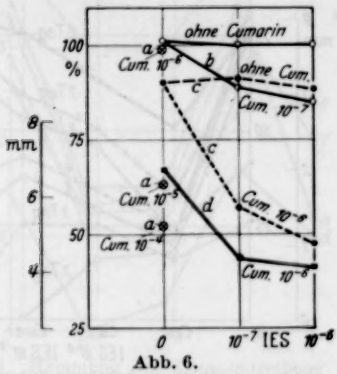


Abb. 6.

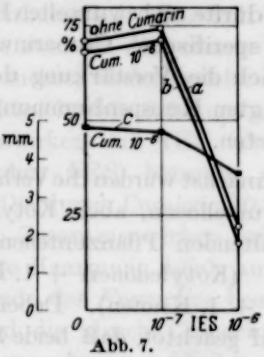


Abb. 7.

Abb. 6. Hemmung des Knospentreibens durch IES-Cumarinlösungen. Pflanzenteile mit Kotyledonen (1. Knospe). Abszisse: Konzentration IES g/cm³. Ordinate: Zahl der getriebenen Knospen in % bzw. Länge der Knospen in mm. *a* 1. Versuch, ohne IES; *b* 2. Versuch; *c*, *d* 3. Versuch; *a*—*c* Zahl der getriebenen Knospen; *d* Längenmessung; *a*—*d* 3. Versuchstag.

Abb. 7. Hemmung des Knospentreibens durch IES-Cumarinlösungen. Pflanzenteile mit Kotyledonen und Wurzeln (1. Knospe). Abszisse: Konzentration IES g/cm³. Ordinate: Zahl der getriebenen Knospen in % bzw. Länge der Knospen in mm. *a* Ohne Cumarin; *b*, *c* mit Cumarin 10^{-6} (die Kurven für Cumarin 10^{-7} verlaufen ebenso); *a*, *b* Zahl der getriebenen Knospen; *c* Längenmessung.

Empfindlichkeit gegen IES 10^{-7}, an bewurzelten Pflanzenteilen (mit oder ohne Cumarin) nur eine Empfindlichkeit gegen IES 10^{-6} erreicht wird. Das wird auf der doppelten Wirkung der Wurzel beruhen: Die isolierten Knoten zeichnen sich bewurzelten Pflanzenteilen gegenüber durch einen Mangel an wichtigen Wachstumsfaktoren (vgl. S. 312) aus, das kann am Zustandekommen einer Empfindlichkeitserhöhung gegen eine Hemmung beteiligt sein.

Es kann nun gegen die hier gezogenen Folgerungen eingewendet werden, daß bei der angewandten Methodik die wirksamen Stoffe IES und Cumarin die Knospen eventuell direkt von außen erreicht haben könnten und dadurch ein Zusammenwirken von Cumarin und IES vorgetäuscht worden sei. Zur Widerlegung dieses Einwandes wurden die Versuche mit anderer Methodik wiederholt: 2knotige Sproßteile (1knotige waren zu kurz) wurden invers in Bechergläser mit 2%iger Glucoselösung

gestellt, der Cumarin und/oder IES zugesetzt wurde. Es trieb dann stets die 2., jetzt physikalisch untere, nie die 1. Knospe. Da sich herausstellte, daß bei Anwendung dieser Methode Cumarin 10^{-5}, allein geboten, nicht im geringsten hemmte (Abb. 8), wurde als schwächste Cumarinkonzentration 10^{-6} verwendet. Abb. 8 zeigt, daß *auch bei Anwendung dieser Methodik IES allein erst in einer Konzentration von 10^{-5} hemmte, dagegen bei Zusatz von Cumarin 10^{-6} bereits in einer Konzentration von 10^{-7}*, und zwar mit statistischer Sicherheit ($P < 0{,}0002$). Daß auch hier höhere Cumarinkonzentrationen erforderlich waren, mag an der umgekehrten Transportrichtung liegen: die Pflanzen tauchten mit der apikalen Schnittfläche in die Lösung.

Aus Abb. 8 ist auch ersichtlich, daß auch bei aufrechter Stellung der Sproßstücke IES allein in einer Konzentration von 10^{-5} hemmte, und zwar nur wenig schwächer als bei apikaler Zufuhr.

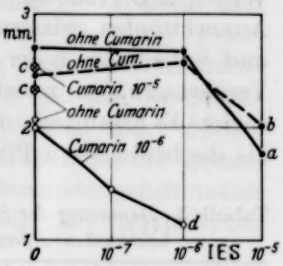


Abb. 8. Hemmung des Knospentreibens durch IES-Cumarinlösungen. Zweiknotige Schnittlinge in Bechergläsern. Vier ungleichzeitige Versuche. Abszisse: Konzentration IES g/ccm³. Ordinate: Länge der Knospen in mm. *a*, *b* IES; *c* Cumarin; *d* Cumarin + IES; *a*, *c*, *d* inverse Stellung der Schnittlinge; b aufrechte Stellung; *a*, *c*, *d* 2. Versuchstag; *b* 3. Versuchstag.

6. Der Nachweis von Hemmstoffen in der Erbsenpflanze, die mit der korrelativen Hemmung in Zusammenhang stehen.

Es wurde gezeigt, daß sich unter dem Einfluß der Wurzel sowohl als unter dem Einfluß eines ungesättigten Laktons die IES-Hemmungsschwelle von Knospen in Richtung auf eine erhöhte Empfindlichkeit gegen IES verschiebt. Es wurde die Hypothese vertreten, daß die Wirkung der Wurzel dahingehend zu verstehen sei, daß sie der Bildungsort eines ungesättigten Laktons sei. Das muß näher bewiesen werden.

Da die ungesättigten Laktone keimungshemmende Substanzen sind (z. B. Kuhn, Jerchel, Moewus, Möller und Lettré 1943), wurde mit einem Keimungstest gearbeitet (vgl. Abschnitt Methodik). Ich veröffentliche hier nur Versuche, bei denen mit den auf dem im Abschnitt Methodik geschilderten Wege gewonnenen Rohextrakten gearbeitet wurde. Über Versuche mit gereinigten Extrakten hoffe ich, in Kürze berichten zu können.

Zunächst erwies es sich, daß sowohl Wurzeln als auch ausgewachsene Sproßteile (Seiten- und Endknospen, letztere einschließlich der Streckungszone, wurden zur Bestimmung des Hemmstoffgehaltes vorher entfernt) Keimungshemmstoffe enthielten, und zwar in ungefähr gleicher Menge. Wenn die Hemmstoffe also aus der Wurzel stammen sollen, müssen sie, wie zu erwarten war, laufend an den Sproß abgegeben werden. Weiter besteht die Möglichkeit, daß die Hemmstoffe in der Wurzel in

inaktiver Form (z. B. als Glykoside, vgl. etwa ROBERTS und LINK 1937) gespeichert werden. Um einen Anhalt dafür zu bekommen, daß die in den Sprossen vorhandenen Hemmstoffe aus der Wurzel stammen, wurde folgender Weg eingeschlagen: Von der Hälfte der Pflanzen wurden die Sprosse etwa 1 cm über den Kotyledonen abgeschnitten und in Bechergläser mit 2%iger Glucoselösung (in Leitungswasser) gestellt (im folgenden als *Stecklinge* bezeichnet). In dieser Lösung wuchsen die Stecklinge lebhaft weiter (im Gegensatz zu den Angaben von WENT, z. B. 1938b). Die andere Hälfte der Pflanzen wurde in den Anzuchttöpfen gelassen. Nach 6 Tagen wurden Streckungszone, End- und Seitenknospen der Sprosse entfernt, die restlichen Sproßteile beider Versuchsgruppen zerschnitten und auf ihren Hemmstoffgehalt untersucht. Es ergab sich, daß die Stecklinge weniger Hemmstoff enthielten als die bewurzelten Pflanzen (Tabelle 3). Die Differenzen waren stati-

Tabelle 3. *Hemmung der Samenkeimung durch Extrakte aus bewurzelten und nichtbewurzelten Pflanzen.* Kressesamentest, Keimung in Prozent.

Datum	Keimzeit Std	Kontrolle[1]	Hemmstofflösung 1/1		Hemmstofflösung 3/1		
			Stecklinge	bewurzelte Pflanzen	Stecklinge	bewurzelte Pflanzen	*P*
22.—23. 2. 54	24	68	63	48	35	14	0,0005
6.—7. 3. 54	16	99	84	75	38	18	0,0020

[1] „Kontrolle" in den Tabellen 3—7 und 9—10: Keimung von Kressesamen auf destilliertem Wasser.

stisch gesichert. Die Keimungshemmung und ebenso die Differenz zwischen 3/1-Extrakt aus bewurzelten Pflanzen und 3/1-Extrakt aus Stecklingen hielten mehrere Tage (über 3) an.

Nun unterscheiden sich jedoch Stecklinge und bewurzelte Pflanzen durch das Vorhandensein bzw. Fehlen nicht nur der Wurzel, sondern auch der Kotyledonen. Es läßt sich aber leicht zeigen, daß wir es hier mit einer Wirkung der Wurzel zu tun haben: Ganze Erbsenpflanzen wurden ausgegraben und in Bechergläser mit Wasser gestellt. Die Hälfte der Pflanzen wurde dabei intakt gelassen, der anderen Hälfte wurden die Wurzeln entfernt. Alle Pflanzen behielten die Kotyledonen. Nach 6 Tagen wurden die Sprosse beider Gruppen (wieder unter Verwerfung der noch nicht ausgewachsenen Teile) zerschnitten und auf ihren Hemmstoffgehalt geprüft. Es ergab sich dasselbe Verhältnis, wie in Tabelle 3 dargestellt: Die Sprosse der bewurzelten Pflanzen enthielten mehr Hemmstoffe als die der unbewurzelten. Von der Wiedergabe eines entsprechenden Versuches sehe ich hier ab, da in Tabelle 9 ein Versuch mit gleicher Anordnung dargestellt ist.

Damit dürfte erwiesen sein, daß *wenigstens ein Teil der im Sproß vorhandenen Hemmstoffe aus der Wurzel stammt* und im Sproß verbraucht wird.

Eine sehr wichtige Frage ist die folgende: Wie gestaltet sich die Hemmwirkung des Extraktes von Stecklingen bzw. bewurzelten Pflanzen nach einer Dekapitation? Darüber geben die folgenden Versuche Auskunft: Die Hälfte der Stecklinge (oder in anderen Versuchen der bewurzelten Pflanzen) wurde dekapitiert und aller Knospen beraubt, die andere Hälfte blieb (abgesehen vom Wegschneiden von Wurzeln und Kotyledonen bei Stecklingen) unbehandelt. Die Stecklinge (bzw. Pflanzen) wurden 6 Tage in 2%iger Glucoselösung (bzw. in den Anzuchttöpfen) gehalten. Neu entstehende Seitenknospen und (bei den Stecklingen) sproßbürtige Wurzeln wurden täglich entfernt. Nach Ablauf der 6 Tage wurden Streckungszone, End- und Seitenknospen der Sprosse entfernt und die restlichen Sproßteile auf ihren Hemmstoffgehalt untersucht. Das Ergebnis ist in Tabelle 4 dargestellt: Die dekapitierten

Tabelle 4. *Hemmung der Samenkeimung durch Extrakte aus dekapitierten und entknospeten Stecklingen (bzw. Pflanzen).* Kressesamentest, Keimung in Prozent.

	Datum	Keimzeit Std	Kontrolle	Hemmstofflösung 1/1		Hemmstofflösung 3/1		
				normal	dekapitiert	normal	dekapitiert	P
Stecklinge	4.—5. 3. 54	16	94	71	40	36	15	0,0007
		24	97	94	67	60	22	$<0{,}0002$
Pflanzen .	17.—18. 3. 54	16	89	83	77	59	14	$<0{,}0002$
		24	96	89	85	68	24	$<0{,}0002$

Stecklinge (bzw. Pflanzen) enthielten mehr Keimungshemmstoffe als die nichtdekapitierten Stecklinge (bzw. Pflanzen). Die Differenz ist statistisch gesichert.

Dieses Ergebnis überrascht zunächst. Es war jedoch anzunehmen, daß die gefundenen Unterschiede gar nicht von Keimungshemmstoffen herrührten, die aus der Wurzel stammen, sondern von Wundhormonen, deren Vorhandensein auf die Dekapitation und besonders auf das tägliche Wegschneiden der neuentstandenen Knospen zurückzuführen war. Diese Ansicht wurde durch Versuche bestätigt, bei denen der ätherische Rohextrakt in mehrere Fraktionen zerlegt wurde. Da ich diese Versuche in weiterem Rahmen später veröffentlichen werde, gebe ich hier nur einen orientierenden Versuch wieder. Der Rohextrakt wurde nach Boysen Jensen (1941, Methode II) in eine saure und eine neutrale Fraktion zerlegt. Die Ergebnisse zeigt Tabelle 5.

Es liegen also wenigstens *zwei verschiedene Keimungshemmstoffe* vor: *ein saurer, der in dekapitierten Pflanzen in größerer Menge auftritt,*

Tabelle 5. *Hemmung der Samenkeimung durch Extrakte aus dekapitierten und entknospeten Pflanzen.* Hemmstoffe in eine saure und eine neutrale Fraktion zerlegt. 3/1-Extrakt. Kressesamentest, Keimung in Prozent.

Keimzeit Std	Kontrolle	Saure Fraktion			Neutrale Fraktion		
		normal	dekapitiert	*P*	normal	dekapitiert	*P*
16	88	49	33	0,019	0	5	0,021
24	100	82	51	<0,0002	3	21	<0,0002
40	100	94	76	<0,0002	15	58	<0,0002

und ein neutraler, der gerade in dekapitierten und entknospeten Pflanzen in weit geringerer Menge vorhanden ist (oder weniger wirksam ist, s. unten) als in normalen Pflanzen. In der *sauren Fraktion* dürften zum großen Teil *Wundhormone* (Säure!) vorliegen, bei dem neutralen Hemmstoff kann es sich um ein ungesättigtes Lakton handeln[1].

Tabelle 6. *Hemmung der Samenkeimung durch Extrakte aus dekapitierten und entknospeten Stecklingen im Vergleich zu der Hemmung der Samenkeimung durch Extrakte aus nichtdekapitierten, aber entknospeten und verletzten Stecklingen.* 1/1-Extrakt. Kressesamentest, Keimung in Prozent.

Keimzeit Std	Kontrolle	Entknospet und verletzt	Dekapitiert und entknospet	*P*
16	97	40	75	<0,0002
24	100	68	95	<0,0002
40	100	80	99	<0,0002

Wir müssen also den Einfluß der Verletzung ausschalten. Das wurde in folgender Weise erreicht: Nicht nur die dekapitierten Stecklinge wurden entknospet, sondern auch die nichtdekapitierten. Diesen wurden außerdem in Form von 2 Längseinschnitten unter der Streckungszone Verletzungen beigebracht, die so groß bemessen wurden, daß sie etwa der durch eine Dekapitation entstandenen entsprachen. An den nichtdekapitierten Stecklingen erschienen neue Seitenknospen in geringer Zahl, so daß (durch das Wegschneiden dieser Seitenknospen) die nichtdekapitierten weniger häufig verletzt wurden als die dekapitierten Stecklinge. Nach 6tägigem Aufenthalt in 2%iger Glucoselösung wurden Streckungszone und Endknospen der Stecklinge entfernt, die Restteile auf ihren Hemmstoffgehalt untersucht. Das Ergebnis eines solchen Versuches ist in Tabelle 6 dargestellt. Sie zeigt, daß bei Ausschaltung des Wundeinflusses ein Verhältnis herrscht, das dem in Tabelle 4 dargestellten entgegengesetzt ist: *Die Hemmstoffwirkung nimmt nach der Dekapitation ab.*

[1] Bei der Trennung in 2 Fraktionen nach BOYSEN JENSEN gelangen ungesättigte Laktone zwar zum größten Teil in die neutrale Fraktion, jedoch zum kleinen Teil auch unter Ringspaltung in die saure Fraktion, wo sie unter erneutem Ringschluß als Keimungshemmstoffe wirksam werden. Darauf ist ein Teil der hemmenden Wirkung der sauren Fraktion zurückzuführen.

Tabelle 7. *Hemmung der Samenkeimung durch Extrakte aus dekapitierten und entknospeten Stecklingen, die in Glucoselösung mit bzw. ohne IES-Zusatz gezogen wurden.* Kressesamentest, Keimung in Prozent.

Datum	IES g/cm³	Keimzeit Std	Kontrolle	Stärke des Extraktes	Mit IES	Ohne IES	*P*
24.—26. 3. 54	10^{-6}	16	97	1/1	43	70	<0,0002
		24	100		69	90	0,0002
		40	100		78	95	0,0005
31. 3.—2. 4. 54	10^{-6}	16	75	2/1	30	48	0,009
		24	92		56	79	0,0004
		40	97		70	86	0,006
1.—3. 3. 54	10^{-7}	16	90	2/1	24	45	0,002
		24	98		43	66	0,001
		40	98		61	82	0,001

Es muß noch bewiesen werden, daß diese Abnahme der Hemmstoffwirkung mit dem Fortfall des von der Spitze gelieferten Wuchsstoffes zusammenhängt: Es wurden nur dekapitierte und entknospete Stecklinge verwendet, die 6 Tage entweder in Glucoselösung oder in Glucoselösung mit Zusatz von IES gestanden hatten, und zwar, zur besseren Aufnahme der IES, invers, also mit der apikalen Schnittfläche in die Lösung tauchend. Die Hemmwirkung der Extrakte aus den Glucose + IES- bzw. Glucosestecklingen zeigt Tabelle 7. Es ist eindeutig ersichtlich, daß die in IES-Lösung tauchenden Stecklinge stärkere Hemmstoffwirkung aufwiesen als die IES-armen Stecklinge.

Tabelle 8. *Einfluß von IES auf die Keimung von Kressesamen.* Keimung in Prozent.

Keimzeit Std	Konzentration IES (g/cm³)					
	0	10^{-8}	10^{-7}	10^{-6}	10^{-5}	10^{-4}
16	92	93	92	85	57	5
24	99	100	100	100	95	39
35	99	100	100	100	100	58

Die Steigerung der Hemmwirkung von Sproßextrakten durch den Sprossen vor der Extraktion zugeführte IES-Lösung oder durch die Sproßspitze selbst geht nicht etwa auf den unterschiedlichen IES-Gehalt der *Extrakte* zurück: Die 2/1-Extrakte der in IES-Lösung 10^{-6} gezogenen Stecklinge enthielten IES höchstens in der Konzentration $2 \cdot 10^{-6}$, die Extrakte aus den übrigen Pflanzen der Tabelle 7 in weit niedrigerer Konzentration. In dem 3/1-Extrakt aus nichtdekapitierten Sprossen intakter Pflanzen wie etwa denen der Tabelle 4 war Wuchsstoff höchstens in einer Konzentration von 10^{-7} IES-Äquivalenten vorhanden (Bestimmung nach dem im Abschnitt Methodik erwähnten Wuchsstofftest). Dagegen zeigt Tabelle 8, daß erst IES 10^{-4} eine anhaltende Keimungshemmung an *Lepidium* bewirkte. IES 10^{-5} und 10^{-6} ergaben eine Keimungsverzögerung (10^{-6} nur schwach, nicht statistisch), die aber 24 Std nach dem Einlegen der Samen in die IES-Lösung fast völlig ausgeglichen war, nach weiteren 11 Std vollständig. Noch schwächere Konzentrationen waren wirkungslos. (Vgl. Drawert 1949: IES hemmt erst in Konzentrationen von 10^{-5} bis 10^{-4} die Samenkeimung.)

Ebensowenig geht die Steigerung der Hemmwirkung durch die Sproßspitzen auf das Vorhandensein eines anderen sauren Wuchsstoffes im Extrakt zurück, denn ich habe (Tabelle 5) gezeigt, daß der Hemmstoff, dessen Wirkung nach der Dekapitation abnimmt, in der neutralen Fraktion zu finden ist, also keine Säure ist[1].

Ich habe hier also einen *spezifischen Hemmstoff nachgewiesen, dessen Wirksamkeit nach einer Dekapitation abnimmt*, und der mit dem *hypothetischen* SNOW*schen Hemmstoff* identisch sein dürfte. Den eindeutigen Beweis für die Identität der beiden Stoffe gedenke ich in der II. Mitteilung dieser Serie zu liefern. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um ein ungesättigtes Lakton.

Unter diesem Gesichtspunkt muß noch einmal die Wirkung der Wurzel betrachtet werden. Es wurde gezeigt, daß wurzellose Pflanzen weniger Hemmstoff enthielten als bewurzelte Pflanzen, und daraus gefolgert, daß der Hemmstoff aus der Wurzel stammen soll. Jetzt ergibt sich aber eine andere Erklärungsmöglichkeit: Durch das Fehlen der Wurzel kann eventuell die Wuchsstoffabgabe der Sproßspitze herabgesetzt worden sein (vgl. VAN OVERBEEK 1937, 1938), und wie wir eben gesehen haben, wird unter Wuchsstoffeinfluß die Wirksamkeit der Hemmstoffe des Sprosses erhöht. Diese Erklärungsmöglichkeit wird durch 2 Versuche ausgeschlossen:

1. Tabelle 9 zeigt, daß durch Entfernen der Wurzel die Hemmstoffwirksamkeit des Sproßextraktes stärker herabgesetzt wurde als durch Entfernen der Sproßspitzen und der Knospen, und zweifellos wird durch Entfernen sämtlicher Wuchsstoffquellen des Sprosses sein Wuchsstoffgehalt stärker vermindert als etwa durch Entfernen der Wurzel. Der

Tabelle 9. *Hemmung der Samenkeimung durch Extrakte aus Sprossen intakter, aber verletzter Pflanzen, wurzelloser Pflanzen und dekapitierter Pflanzen.* Kressesamentest, Keimung in Prozent.

Keimzeit Std	Kontrolle	1/1 Extrakt			3/1-Extrakt		
		intakte Pflanzen	entwurzelte Pflanzen	dekapitierte Pflanzen	entwurzelte Pflanzen	intakte Pflanzen	dekapitierte Pflanzen
16	89	45	76	54	30	5	22
		$P < 0{,}0002$	$P = 0{,}0009$		$P < 0{,}0002$	$P = 0{,}0003$	
24	96	55	89	69	52	20	39
		$P < 0{,}0002$	$P = 0{,}0004$		$P < 0{,}0002$	$P = 0{,}0027$	
40	97	64	94	77	67	38	56
		$P < 0{,}0002$	$P = 0{,}0005$		$P < 0{,}0002$	$P = 0{,}01$	

[1] Ich werde in Kürze Versuche veröffentlichen, aus denen hervorgeht, daß es sich auch nicht um Indolylacetaldehyd oder einen etwaigen anderen neutralen Wuchsstoff handelt.

Versuch wurde folgendermaßen ausgeführt: Alle Pflanzen wurden ausgegraben und in Bechergläser mit Wasser gestellt. Sie wurden in 3 Gruppen geteilt: Die 1. bestand aus ganzen Pflanzen, die zur Ausschaltung der Wundwirkung durch einen Längsschnitt verletzt worden waren; den Pflanzen der 2. Gruppe wurden die Wurzeln völlig entfernt; in der 3. Gruppe behielten die Pflanzen die Wurzeln, wurden aber dekapitiert und täglich entknospet. Die Pflanzen aller 3 Gruppen behielten die Kotyledonen. Nach 6 Tagen wurde in der üblichen Weise der Hemmstoffgehalt geprüft.

2. Tabelle 10 zeigt, daß auch die Hemmwirkung der Extrakte aus dekapitierten und täglich entknospeten Sprossen durch das Abschneiden

Tabelle 10. ***Hemmung der Samenkeimung durch Extrakte aus bewurzelten und nichtbewurzelten Pflanzen.*** **Alle Pflanzen dekapitiert und entknospet. Kressesamentest, Keimung in Prozent. Keimzeit 16 Std.**

	Kontrolle	Stecklinge	Bewurzelte Pflanzen	*P*
1/1-Hemmstofflösung	99	84	75	0,12
3/1-Hemmstofflösung		38	18	0,0015

der Wurzel vermindert wird. Es wurden Stecklinge und bewurzelte Pflanzen verwendet; beide Gruppen wurden dekapitiert und 6 Tage täglich entknospet, so daß also die Wirkung der Sproßspitze völlig ausgeschaltet war. Obwohl die durch das Abschneiden der Stecklinge entstandene Verletzung sich in entgegengesetzter Richtung auswirkte, hemmten die Extrakte aus den Stecklingen schwächer als die Extrakte aus den Sprossen der bewurzelten Pflanzen.

Wir dürfen also daran festhalten, daß wenigstens ein großer Teil der im Sproß gefundenen Hemmstoffe aus der Wurzel stammt.

7. Die Wirkung des Abschneidens der Wurzel auf die Seitenknospen bei Belassung der Sproßspitze.

Wenn bei dem normalen Zustandekommen der korrelativen Hemmung der von der Endknospe gelieferte Wuchsstoff mit einem aus der Wurzel stammenden zweiten Stoff zusammen wirkt, sollte man erwarten, daß bei wurzellosen Pflanzen, also Stecklingen, die korrelative Hemmung schwächer sei als bei normalen Pflanzen, d. h. bei Stecklingen sollten die Seitenknospen länger sein als bei bewurzelten Pflanzen. Das wurde experimentell geprüft: Von der Hälfte aller Pflanzen eines Versuches (2×70 Pflanzen) wurden die Sprosse abgeschnitten und als Stecklinge in 2%ige Glucoselösung gestellt. Die andere Hälfte blieb mit Ausnahme einer Verletzung durch 2 Längseinschnitte, die die Wundwirkung ersetzen sollte, unbehandelt. Nach 6 Tagen wurden alle 1. und 2. Knospen

Tabelle 11. *Länge der 1. und 2. Knospen bei bewurzelten Pflanzen und bei wurzellosen Stecklingen.*

	1. Knospe	2. Knospe
Länge der Knospen der bewurzelten Pflanzen in Millimeter	$1{,}23 \pm 0{,}036$	$1{,}47 \pm 0{,}042$
Länge der Knospen der Stecklinge in Millimeter	$1{,}79 \pm 0{,}065$	$1{,}77 \pm 0{,}045$
P	$< 0{,}0002$	$< 0{,}0002$
Förderung der Knospen der Stecklinge gegenüber denen der bewurzelten Pflanzen		
in Millimeter	$0{,}56 \pm 0{,}074$	$0{,}30 \pm 0{,}061$
in Prozent	$45{,}8 \pm 5{,}8$	$20{,}9 \pm 4{,}1$
Differenz zwischen der Förderung der 1. und der Förderung der 2. Knospe in Prozent	$24{,}9 \pm 7{,}1$	
P	$0{,}0006$	

herausgeschnitten und unter dem Mikroskop gemessen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 11 dargestellt.

Die Tabelle zeigt, daß *durch das Abschneiden der Wurzel beide Knospen gefördert* waren, und zwar die 1. (untere) Knospe um 46%, die 2. Knospe nur um 21%. Es geht weiter aus der Tabelle hervor, daß die Differenz zwischen der Förderung der 1. und der Förderung der 2. Knospe statistisch gesichert ist. Während in allen anderen Versuchen die 2. Knospen gegenüber den 1. im Vorteil waren, und zwar sowohl, wenn sich beide Knospen in organischem Zusammenhang befanden, als auch dann, wenn sie voneinander isoliert wurden (Abschnitt 8), ist bei dieser Versuchsanordnung *die 1. Knospe der 2. gegenüber gefördert.*

Dieses Verhältnis deutet darauf hin, daß die durch das Abschneiden der Wurzel bedingte Förderung direkt durch den Ausfall eines aus der Wurzel stammenden Faktors zustande kommt; nicht durch den Ausfall eines aus der Spitze kommenden Faktors, etwa in der Weise, daß durch das Fehlen der Wurzel eventuell die Wuchsstoffabgabe der Spitze direkt oder indirekt beeinflußt worden wäre.

8. Die endogenen Schwankungen der Empfindlichkeit gegen die korrelative Hemmung.

Ich halte es für notwendig, darauf hinzuweisen, daß das Austreiben von Knospen nicht allein von der Stärke der einwirkenden korrelativen Hemmung abhängig ist, sondern daß weitgehend endogene, d. h. knospeneigene, Faktoren beteiligt sind.

Wurde eine Erbsenpflanze, gleich welchen Alters, über dem 2. Knoten dekapitiert, so war es stets die Knospe des 2. (oberen) Knotens, die austrieb. Schnitt ich den entstandenen Trieb zurück, so trieb nicht etwa die Knospe des 1. Knotens, sondern die in der Achsel des neuen Triebes gebildete Ersatzknospe. Das Zurückschneiden konnte mehrmals wiederholt werden. Erst nach 3—5maligem Zurückschneiden der im 2. Knoten entstandenen Triebe begann die 1. Knospe zu treiben, und

nach Zurückschneiden des im 1. Knoten entstandenen Triebes konnte unter Umständen wieder eine Ersatzknospe des 2. Knotens treiben.

Es entsteht die Frage, wie sich 1. bzw. 2. Knospen derselben Pflanzen verhalten, wenn sie voneinander und von den übrigen Teilen der Pflanze getrennt werden. Bei der Untersuchung dieser Frage wurde die Methode der isolierten Knoten (s. Abschnitt Methodik) angewandt. Diese lagen in Petrischalen auf Sand mit reiner Glucoselösung. Es ergab sich in *jedem* Versuch, daß die isolierten 2. Knoten weit eher trieben als die isolierten 1. Knoten. Der Mittelwert der mittleren Treibtermine (siehe S. 289) aller Versuche war für die 1. Knospe 5,7 $\pm$ 0,6 Tage, für die 2. Knospe 3,6 $\pm$ 0,4 Tage. Zwar nicht in jedem, aber in der Hälfte aller Versuche waren die Unterschiede zwischen 1. und 2. Knospe statistisch gesichert ($P < 0{,}0027$).

Das verschieden starke Treiben der verschiedenen Knospen steht also nicht mit der korrelativen Hemmung in Zusammenhang.

Diese Ansicht findet sich auch zuweilen in der Literatur vertreten. Schon 1929 sprach Snow von der „less tendency to grow out" der Kotyledonarknospen, und 1940 formulierte er, daß die Entwicklung eines Pflanzenteiles von 2 Faktoren abhängig sei: der relativen Menge Wuchsstoff/Hemmstoff, die ihn erreiche, und seiner inhärenten Sensibilität. Ich möchte im folgenden von der endogenen Treibwilligkeit der Knospen sprechen.

Verbunden ist eine herabgesetzte endogene Treibwilligkeit, wie aus der Literatur hervorgeht, mit einer gesteigerten Empfindlichkeit gegen Hemmungen. Zum Beispiel berichtete van Overbeek (1938) für *Pisum*, daß tieferstehende Knospen nach erfolgter Dekapitation langsamer trieben als höherstehende, und daß im Zusammenhang damit die Empfindlichkeit der tieferen Knospen gegen IES 2—5mal größer sei als die der höheren Knospen; Dostál (1936) schrieb, daß an Knollen von *Scrophularia* und *Circaea* die unteren Knospen weit empfindlicher gegen IES-Paste seien als die oberen.

Es fragt sich, worauf die unterschiedliche endogene Treibwilligkeit und Empfindlichkeit beruht. Schon Weiskopf (1927) wies auf Beziehungen zwischen Knospentreiben und dem Stand der embryonalen Entwicklung der Knospen hin. Es dürfte sich tatsächlich um eine Erscheinung handeln, die mit dem Alter der Knospen zusammenhängt: Ganz allgemein besitzen jüngere Knospen eine größere Treibwilligkeit und geringere Empfindlichkeit gegen Hemmungen als ältere. Das wird durch viele Literaturangaben sichergestellt, von denen ich einige anführe:

Marth (1943) fand, daß ältere Rosenreiser während der Lagerung eine geringere Neigung zum Austreiben aufweisen und durch Bedampfen mit synthetischen Wuchsstoffen leichter am Austreiben gehindert werden als jüngere. Gunckel, Thimann und Whetmore (1949) zeigten, daß bei *Ginkgo* nach der Dekapitation eines Langtriebes Kurztriebe zu Langtrieben werden können, und daß das um so leichter geschieht, je jünger der untersuchte Pflanzenteil ist. Dasselbe gilt auch für die Basalhemmung: Jüngere, in IES-Lösung gestellte *Lupinus*schnittlinge

sind gegen diese weniger empfindlich als ältere (FERMAN 1938). CHILD (1921) konnte die korrelative Hemmung durch Kühlung des Stengels aufheben, das war leichter möglich bei jüngeren Knospen als bei älteren. Diese Beispiele ließen sich beliebig vermehren.

Am Zustandekommen der erhöhten Empfindlichkeit mit zunehmendem Alter ist sicher ein Effekt beteiligt, den ich (LIBBERT 1954) in einer anderen Arbeit dargelegt und experimentell belegt habe: Dadurch, daß ein Organ einer korrelativen Hemmung unterliegt, werden im gehemmten Organ sekundär Prozesse eingeleitet, die das Organ noch empfindlicher gegen diese Hemmung machen.

Merkwürdigerweise ergaben sich in meinen Versuchen zwar große Unterschiede zwischen 1. und 2. Knospe betreffs der endogenen Treibwilligkeit, nicht aber betreffs der endogenen Empfindlichkeit gegen IES. Es ist jedoch möglich, daß solche Unterschiede bei einer engeren Staffelung der IES-Konzentrationen aufgetreten wären. Deutlich ergaben sich jedoch die Unterschiede betreffs der endogenen Empfindlichkeit gegen Cumarin. Wie auf S. 292 näher ausgeführt, wurde die 1. Knospe durch Cumarin 10^{-6} stets gehemmt, die 2. Knospe in vielen Versuchen zwar auch, in anderen jedoch gar nicht. Auch hier war also die jüngere Knospe gegen eine Hemmung weniger empfindlich als die ältere. Die Unterschiede im Verhalten der 2. Knospe bei den einzelnen Versuchen werden darauf beruhen, daß die Knospen zum Zeitpunkt der Isolierung nicht immer gleich alt waren. Das spricht für eine ziemlich schnelle Änderung der endogenen Empfindlichkeit. Vielleicht darf man so formulieren: *Je älter eine Knospe wird, desto tiefer wird ihre Ruhe, desto mehr entfernt sie sich in ihrer Empfindlichkeit gegen Cumarin von dem Verhalten wachsender* (Abb. 2, Wurzelwachstum) *und nähert sich dem Verhalten ruhender* (Abb. 2, Keimung)[1] *Organe*. Unter „Empfindlichkeit des ruhenden Organs" sei dabei nicht die Empfindlichkeit verstanden, die das Organ während der Ruhe besitzt, sondern die Empfindlichkeit, die es dann aufweist, wenn es aus diesem Ruhezustand in einen aktiven Zustand übergeht (Samenkeimung, Knospentreiben).

Jedoch scheinen die Verhältnisse zuweilen komplizierter zu liegen. Zum Beispiel berichtet MOGK (1914), daß bei *Faba* nach erfolgter Dekapitation vielfach mehrere Knospen gleichzeitig austreiben können, zuweilen sogar die Kotyledonarknospen zuerst, und daß sich in den meisten Fällen der Primärblattaxillar korrelativ durchsetzte; oder es fand FERMAN (1938), daß bei *Lupinus*, wenn die Pflanzen über dem 2. Blattpaar dekapitiert wurden, die Knospen des 1. Blattpaares und nicht die des 2. trieben. WEISKOPF (1927) schrieb, daß die Reihenfolge des Austreibens von Knospen von mannigfaltigen Einflüssen (z. B. Licht, Nährstoffe) mitbestimmt würde. Möglicherweise handelt es sich auch nicht um eine stete Abnahme der Treibwilligkeit, sondern um ein rhythmisches Durchlaufen von Phasen verschiedener Treibwilligkeit. Einige eigene Versuchsergebnisse deuten darauf hin. Eine eingehende Untersuchung der Treibwilligkeit in ihrer Abhängigkeit vom Alter der Knospen könnte hier Klarheit schaffen.

Auf jeden Fall ist aber die Beteiligung knospeneigener Komponenten an der Beeinflussung des Knospentreibens sichergestellt. Es ist daher

[1] Vgl. Fußnote auf S. 291.

nicht angängig, aus der Reihenfolge des Austreibens mehr oder weniger weitgehende Schlüsse auf die Natur der korrelativen Hemmung zu ziehen, wie es z. B. FERMAN (1938) tat.

Die endogene Empfindlichkeit muß noch in einem anderen Zusammenhange betrachtet werden. Es ist nämlich möglich, sie experimentell zu beeinflussen. Das geht aus folgenden Versuchen hervor: Versah ich eine dekapitierte Erbsenpflanze mit einem Ring von IES-Paste (0,2 bzw. 1%), und zwar an einer ausgewachsenen Stelle der Pflanze, dann kam es zu keiner Hemmung, auch nicht, wenn die Pastengabe 2 Tage vor der Dekapitation begann (bei täglicher Erneuerung der Paste). Das beruht offensichtlich darauf, daß die IES schwer in ausgewachsenes Gewebe eindringt. Setzte dagegen die Pastengabe 5 Tage vor der Dekapitation ein, wurde eine vollständige Knospenhemmung erreicht. (Auch SNOW berichtete 1939b, daß an ältere Pflanzenteile gestrichene IES-Paste weder eine Knospenhemmung noch eine Basalhemmung bewirkte, und führte das auf mangelndes Eindringen zurück.) Brachte ich jedoch nach der Dekapitation einen Pastenring (0,04—1%) in der Streckungszone an, dann kam es zu einer Hemmung, die etwas schwächer war als bei Applikation der Paste auf eine frische Schnittfläche, d. h., daß die IES zwar durch das junge Gewebe eindrang, aber nicht in vollem Ausmaße[1]. Dementsprechend fand ich die Hemmung stärker, wenn die Ringpaste (Streckungszone) bereits 1 Tag vor der Dekapitation angebracht wurde. Setzte aber die Pastengabe (bei täglicher Erneuerung) 2 Tage vor der Dekapitation ein, fand ich die Hemmung viel schwächer, als wenn ich die Paste 1 Tag vor der Dekapitation anbrachte (sogar noch schwächer — allerdings nicht statistisch gesichert —, als wenn der Pastenring direkt nach der Dekapitation angebracht wurde). Das ergibt sich (mit statistischer Sicherheit, $P < 0{,}0027$) für 1%ige IES-Paste und (ohne statistische Sicherheit, $P = 0{,}028$ bzw. 0,016) für 0,2%ige IES-Paste. Tabelle 12 veranschaulicht die Verhältnisse. Der in der Tabelle dargestellte Versuch wurde 3mal mit demselben Ergebnis durchgeführt. Daß 1 Tag vor der Dekapitation einsetzende Pastenbehandlung effektiver ist als nach der Dekapitation einsetzende, ist mit dem nachhaltigeren Eindringen der IES im ersten Falle befriedigend erklärt. Daß 2 Tage vor der Dekapitation einsetzende Pastenbehandlung weniger wirksam war, ist nur so zu erklären, daß bei künstlicher Erhöhung des Wuchsstoffspiegels (für längere Zeit) eine Änderung der endogenen Empfindlichkeit der Knospen stattfand, sozusagen eine Anpassung an die erhöhte Wuchsstoffkonzentra-

[1] BORRISS (1943) berichtete zwar, daß in der Streckungszone applizierte IES-Ringpaste ebenso wirksam sei wie auf die Schnittfläche gestrichene Paste, doch gilt dies 1. nicht für die korrelative Knospenhemmung, sondern für die Hemmung des Streckungswachstums, und besonders 2. für ein anderes Objekt *(Agrostemma)*, und die Stärke des Eindringens von IES wird weitgehend von der morphologischen Beschaffenheit der äußeren Gewebeschichten des jeweils untersuchten Objektes abhängen.

tion. Über das Zustandekommen solcher Änderungen vgl. SKOOG (1947), andererseits stelle ich folgende Möglichkeit zur Diskussion: Die 2 Tage vor der Dekapitation einsetzende 1. Pastengabe traf ein jüngeres, weniger empfindliches Knospenstadium und mochte eventuell die weitere Knospenentwicklung verzögern, wie sie auch die weitere Streckung der Pflanze zunächst stark verzögerte, so daß auch die weiteren Pastengaben physiologisch jüngere, weniger empfindliche Knospenstadien trafen.

Tabelle 12. *Korrelative Knospenhemmung durch IES-Paste, appliziert in Ringform in der Streckungszone.* Tägliche Pastengabe, letzte Pastengabe: 1 Tag nach der Dekapitation.

IES-Konzentration	Zeitpunkt der 1. Pastengabe (... Tage vor der Dekapitation)	Zahl der getriebenen Knospen in Prozent	
		5. Tag	12. Tag
1%	0 (Paste direkt nach der Dekapitation)	32	59
	1	12	12
	2	55	62
0,2%	0 (Paste direkt nach der Dekapitation)	75	75
	1	50	61
	2	83	83

Dagegen kann ich eine andere Erklärungsmöglichkeit ausschließen: Wie erwähnt, hemmte die Ringpaste zunächst die weitere Streckung der Pflanzen, so daß also Paste und gehemmte Knospe desto weiter voneinander entfernt waren, je später die 1. Pastengabe erfolgte, und nach SNOW (1931a), vor allem aber auch nach WENT (1939) nimmt mit der Entfernung die Stärke der Hemmung zu. In meinen Versuchen trat dieser Effekt nur in sehr wenigen Fällen, und dann äußerst schwach, auf, im allgemeinen spielte die Entfernung Paste — gehemmte Knospe für die Stärke der Hemmung keine Rolle. (Übrigens konnte auch THIMANN 1937 die Zunahme der Hemmung mit der Entfernung nicht reproduzieren.)

9. Besprechung der Ergebnisse und Diskussion: Der Mechanismus der korrelativen Hemmung.

A. Wie in der Einleitung erwähnt, liefert diese Arbeit zunächst neues Material, das zwischen der Hypothese der direkten Hemmung (THIMANN 1937) und der Hypothese der indirekten Hemmung (SNOW 1937) zugunsten der letzteren entscheidet: Es wurde die *Beteiligung anderer Faktoren als Wuchsstoff an der korrelativen Hemmung* gezeigt. Schon 1931 diskutierte SNOW die Möglichkeit, daß die korrelative Hemmung ein Mehrfaktorenkomplex sei; und später (SNOW 1939b) wies er darauf hin, daß am Zustandekommen der korrelativen Hemmung ein Faktor beteiligt sei, der aus einem basalen Organ stamme; mit diesem Faktor sollte der Wuchsstoff reagieren oder kooperieren, das Reaktions- bzw. Kooperationsprodukt erst sei der hemmende Faktor. SNOW zeigte, daß basale Organe zum Zustandekommen der korrelativen Hemmung nicht unbedingt notwendig seien, sondern nur die Hemmung verstärkten; er zeigte weiter, daß die Wirkungsweise dieser Organe nicht etwa in einer Verbesserung des Wuchsstofftransportes bestünde. Allerdings fand SNOW, daß als solche basalen Organe Blätter (Versuche am Licht) und sogar Keimblätter fungieren könnten; die Versuche mit

Keimblättern sind jedoch nicht beweisend, da an den Versuchspflanzen außer den Kotyledonen etwa 12 mm lange Wurzelstümpfe belassen wurden. Der Einfluß der Wurzel wurde von SNOW nicht untersucht.

In meinen Versuchen zeigte es sich, daß es *die Wurzel* ist, die *die korrelative Hemmung verstärkt*. Kotyledonen erwiesen sich als wirkungslos. Die Möglichkeit, daß assimilierende Blätter ebenso wirken, soll nicht von der Hand gewiesen werden; in meinen Versuchen waren nur etiolierte Niederblätter vorhanden.

Die hemmungsverstärkende Wirkung der Wurzel geht meines Erachtens auch klar aus den Versuchen SKOOGs (1939) hervor, obwohl SKOOG schreibt, daß „roots can be disregarded entirely in a consideration of the inhibiting action of indoleacetic acid". SKOOG zog Erbsenepikotyle auf sterilen Medien unter IES-Zusatz auf. Ein Teil der Epikotyle bewurzelte sich dabei; in seiner Tabelle 3 stellte SKOOG die IES-induzierte Hemmung der bewurzelten und der unbewurzelten Epikotyle gegenüber; und es ist aus den Zahlen der Tabelle ersichtlich, daß die wurzellosen Epikotyle (Länge ohne IES: 10,8 mm) erst durch IES $4 \cdot 10^{-7}$ (Länge: 7,3 mm) gehemmt wurden, IES $8 \cdot 10^{-8}$ (Länge: 10,2 mm) war wirkungslos, schwächere Konzentrationen schienen eher zu fördern; dagegen ist der Tabelle zu entnehmen, daß die bewurzelten Epikotyle (Länge ohne IES: 16,5 mm) schon durch IES $3 \cdot 10^{-9}$ (Länge: 13,5 mm) gehemmt wurden, stärker noch durch IES $8 \cdot 10^{-8}$ (Länge: 11,5 mm).

Es liegt auch eine Angabe darüber vor, daß die Basalhemmung, die nach LE FANU (1936) und SNOW (1936, 1938) einen der Knospenhemmung homologen Vorgang darstellt, durch Anwesenheit der Wurzel verstärkt wird (BORRISS 1943). BORRISS diskutierte auch die mögliche Art und Weise des Zusammenwirkens von Wuchsstoff und Wurzel, ließ jedoch die Möglichkeit, daß die Wurzel einen Hemmstoff oder eine Hemmstoffvorstufe liefern könnte (s. unten), unbeachtet.

BORRISS schilderte 3 Reaktionen von *Agrostemma*-Hypokotylen auf Wuchsstoffzufuhr in Pastenform: Basalhemmung, Apikalhemmung und Apikalförderung (letztere bei dekapitierten Pflanzen). Die Basalhemmung wurde durch die Wurzel verstärkt, die Apikalhemmung nur anfangs verstärkt, aber später sehr abgeschwächt, die Apikalförderung wurde abgeschwächt. Nimmt man an, daß Apikalförderung und Apikalhemmung (letztere durch überoptimale Wuchsstoffkonzentrationen) direkte Wuchsstoffeffekte sind, die Basalhemmung dagegen ein indirekter, und daß die Wurzel einen Hemmstoff oder eine Vorstufe eines solchen liefert, so lassen sich die von BORRISS gefundenen Verhältnisse zum größten Teil ohne weiteres erklären; nur die anfängliche Verstärkung der Apikalhemmung würde eine Hilfsannahme erfordern, sie wäre eventuell mit der von BORRISS beobachteten anfänglichen Förderung der Streckung nach apikaler Wuchsstoffzufuhr (im Gegensatz zu der später erfolgenden Apikalhemmung) in Zusammenhang zu bringen.

Eine Verstärkung der korrelativen Hemmung durch die Wurzel geht auch aus der von DOSTÁL (1941) beschriebenen Beobachtung hervor, daß bei sehr jungen Erbsenpflanzen die Wurzel das Austreiben von Kotyledonarknospen hemme, bei älteren Pflanzen dagegen die Wurzel das Knospentreiben fördere.

Die Tatsache, daß die Wurzel das Knospentreiben ungehemmter Knospen begünstigt, ist allgemein bekannt (z. B. DOSTÁL 1936, 1937, 1941; FERMAN 1938; WENT 1936; SKOOG 1939: die oben angeführten Zahlen seiner Tabelle 3). Auch in meinen Versuchen trat diese Wurzel-

wirkung zutage, sie hat offensichtlich nichts mit der korrelativen Hemmung zu tun. Wie in dieser Arbeit dargelegt, *kommt der Wurzel in bezug auf das Knospentreiben eine doppelte Wirkung zu: 1. eine Verstärkung der korrelativen Hemmung, 2. eine Förderung des Knospenwachstums, wenn die korrelative Hemmung aufgehoben oder herabgesetzt ist.*

Die Frage nach der Natur der letzteren Wirkung fällt aus dem Rahmen dieser Arbeit heraus, ich bin der Ansicht, daß es sich um die Lieferung eines mehr oder weniger spezifischen Gemisches von Wirkstoffen handelt.

Wie ist jedoch die Verstärkung der korrelativen Hemmung durch die Wurzel zu verstehen? Eine Erklärung, die man vielleicht auf Grund der Beobachtung von VAN OVERBEEK (1937) geben könnte, daß die Wurzel den Wuchsstoffgehalt des Sprosses erhöht, ist aus folgenden Gründen auszuschließen: 1. ist diese Beobachtung doch wohl nur so zu erklären, daß durch die Wurzel die Wuchsstoffabgabe der Sproßspitze gefördert wird, und in meinen Versuchen wurde trotz Dekapitation des Sprosses die korrelative Hemmung durch die Wurzel verstärkt; 2. wären eventuell doch durch die Wurzel bedingte Unterschiede im Wuchstoffgehalt des Sprosses, ja selbst die gesamte Menge eigenen Wuchsstoffes der dekapitierten Pflanzen, viel zu gering gegenüber den zur Hemmung notwendigen IES-Konzentrationen (IES 10^{-5} ohne Wurzel, IES 10^{-6} mit Wurzel), als daß sie Unterschiede in der Stärke der korrelativen Hemmung bedingen könnten; 3. wurde in dieser Arbeit gezeigt, daß nach Abschneiden der Wurzel die korrelative Hemmung der unteren Knospen mehr herabgesetzt wurde als die der oberen Knospen.

Ebenso auszuschließen ist die Erklärung, daß eine bessere Versorgung der Knospen mit Nähr- und Wirkstoffen ihre Empfindlichkeit, d. h. die Hemmstoffschwelle gegen IES verschieben sollte: dann müßte gerade die entgegengesetzte Reaktion, eine herabgesetzte Empfindlichkeit gegen die IES-Hemmung, unter Einwirkung der Wurzel erwartet werden. Entsprechende Verhältnisse haben SKOOG und Mitarbeiter gefunden: z. B. Herabsetzung der IES-Hemmung durch Erhöhung des Phosphat- und Zucker- (SKOOG 1944) bzw. des Adeningehaltes (MILLER und SKOOG 1953) des Kulturmediums, allerdings nicht für die Hemmung der Knospenstreckung, sondern für die Hemmung der Knospenneubildung an Tabakgewebekulturen. THIMANN (1939) berichtete, daß gleichzeitig mit IES zugeführtes Aneurin die Knospenhemmung *(Pisum)* stark reduziere.

B. Es bleibt die Möglichkeit, daß die *Wurzel als Lieferant eines Stoffes auftritt, der auf irgendeine Weise mit dem Wuchsstoff zusammen die korrelative Hemmung zuwege bringt.* Da sich, wie in dieser Arbeit gezeigt wurde, die Wurzelwirkung durch Zufuhr eines ungesättigten Laktons (und zwar nur in physiologischen Konzentrationen, höhere Konzentrationen verstärkten die Hemmung nicht) ersetzen läßt[1], liegt der Gedanke nahe, daß *dieser Stoff ein ungesättigtes Lakton* ist.

Ungesättigte Laktone sind in Pflanzen weit verbreitet (Zusammenstellungen: SPÄTH 1937, GOODWIN und KAVANAGH 1950). Jedenfalls die Mehrzahl der ungesättigten Laktone stellen Hemmstoffe dar (z. B. GOODWIN und TAVES 1950). Am häufigsten wurden ungesättigte Laktone in Wurzeln nachgewiesen (GOODWIN

und KAVANAGH 1950). Eines der häufigsten (GOODWIN und KAVANAGH 1950) und wirksamsten (GOODWIN und TAVES 1950) ungesättigten Laktone ist das Scopoletin. 1948 fanden GOODWIN und KAVANAGH in den Wurzeln von 129 Pflanzenarten und in den Aceton- bzw. Butanolextrakten aller 9 untersuchten Pflanzenarten (meist blaue) Fluorescenz, die, wie für *Avena* (GOODWIN und KAVANAGH 1949) nachgewiesen wurde, von Scopoletin herrührt und, wie GOODWIN und KAVANAGH (1949) hervorheben, zumindest auch bei *Hordeum*, *Triticum* und *Pisum* auf dieses zurückzuführen sein dürfte. Auch bei den übrigen untersuchten Arten kann es sich um ungesättigte Laktone handeln.

Eine physiologische Bedeutung der Laktone der Wurzel wird von GOODWIN und TAVES (1950) in Betracht gezogen. In diesem Zusammenhang ist die Ansicht von AUDUS und SHIPTON (1952) von hohem Interesse: Das Wurzelwachstum soll nicht durch Wuchsstoffe gesteuert werden, sondern durch wurzeleigene Hemmstoffe. v. GUTTENBERG (1954) schließt sich dieser Ansicht an[1]. Es gibt keinen Grund, die Annahme einer physiologischen Bedeutung wurzeleigener Hemmstoffe, auch für den Sproß, abzulehnen.

Es wurde aus diesem Grunde mit biologischer Testmethode nach ungesättigten Laktonen in der Erbsenpflanze gesucht. Es erwies sich, daß sowohl Sprosse als auch Wurzeln keimungshemmende Stoffe enthalten, und daß einige Zeit nach dem Abschneiden der Wurzeln der Gehalt an Keimungshemmstoffen in den Sprossen abnimmt, und zwar sowohl bei nichtdekapitierten als auch bei dekapitierten (und entknospeten) Pflanzen. (Nicht nur Cumarin, sondern auch seine Derivate wirken keimungshemmend: SIGMUND 1914, KUHN, JERCHEL, MOEWUS, MÖLLER und LETTRÉ 1943.) Das zeigt, daß wenigstens ein Teil der keimungshemmenden Stoffe aus der Wurzel stammt.

Es bleibt nun zunächst zu zeigen, daß *die im Sproß nachgewiesenen Hemmstoffe in einer Beziehung zur korrelativen Hemmung stehen.* Das wurde dadurch bewiesen, daß *nach Dekapitation* und völliger Entknospung der Sprosse die *Hemmwirkung* der aus ihnen gewonnenen Extrakte *abnimmt.* Es wurde nachgewiesen, daß für dieses Absinken nicht die durch die Dekapitation entstandene Verletzung (etwa Wirkung von Wundhormonen) verantwortlich zu machen ist, diese wirkt sich in entgegengesetzter Richtung aus. Durch Dekapitation wird die Hemmstoffwirksamkeit der Extrakte nicht so stark herabgesetzt wie durch Entwurzelung. Durch Zufuhr von IES läßt sich das durch Dekapitation bewirkte Absinken im Hemmstoffgehalt der Sprosse weitgehend ausgleichen. Es wurde des weiteren gezeigt, daß dieser Hemmstoff, dessen

[1] *Anmerkung während der Korrektur:* In zwei kürzlich erschienenen Arbeiten veröffentlichten GOODWIN und Mitarbeiter [(GOODWIN und POLLOCK bzw. POLLOCK, GOODWIN und GREENE: Amer. J. Bot. **41**, 516, 521 (1954)] Versuche, die die Ansicht stützen, daß Scopoletin eine physiologische Rolle in der Wurzel spielt. POLLOCK, GOODWIN und GREENE zeigen auch, daß die IES-bedingte Wurzelhemmung durch Zufuhr der ungesättigten Laktone Umbelliferon (in selbst nicht hemmender Konzentration) und Scopoletin verstärkt wird. — Es dürfte sich demnach bei der von mir beschriebenen Verstärkung einer durch IES bedingten Hemmung um eine Erscheinung von allgemeiner Bedeutung handeln.

Wirksamkeit nach der Dekapitation abnimmt, *keine Säure* ist, und ausgeführt, daß er mit dem hypothetischen SNOWschen Hemmstoff identisch sein dürfte. SNOW (1939a) extrahierte aus *Pisum* mit Äther einen Hemmstoff, der aber vor und nach der Dekapitation gleich wirksam war, also anscheinend nicht mit der korrelativen Hemmung in Zusammenhang zu bringen war.

C. Fragen wir uns jetzt nach der Art des Zusammenwirkens von Wuchsstoff und ungesättigtem Lakton. Ich habe gezeigt, daß der spezifische Knospenhemmstoff, der unter Wuchsstoffeinwirkung entsteht, keimungshemmend wirkt. Wahrscheinlich handelt es sich um ein ungesättigtes Lakton. Diese Vermutung wird auch durch die in dieser Arbeit hervorgehobene und in Abb. 2 dargestellte Tatsache bestätigt, daß die Empfindlichkeit austreibender Knospen gegen Cumarin eine Mittelstellung einnimmt zwischen der Empfindlichkeit aktiver Organe (wachsende Wurzeln) und der Empfindlichkeit von Organen, die aus einem Ruhezustand in den aktiven Zustand übergehen (keimende, physiologisch nicht voll ausgereifte Samen), und daß mit zunehmendem Alter, also vorausgegangener tieferer Ruhe, der Knospen sich ihre Empfindlichkeit gegen Cumarin zunehmend der Empfindlichkeit der keimenden Samen nähert.

Es wurde im vorstehenden die Hypothese ausgesprochen, daß die im Sproß vorhandenen keimungshemmenden Stoffe aus der Wurzel stammen. Wenn sich die Hemmstoffwirkung eines wurzellosen Stecklings unter Einwirkung von IES verstärkt, wie oben gezeigt wurde, besteht Grund zu der Annahme, daß *unter Wuchsstoffeinwirkung das aus der Wurzel stammende ungesättigte Lakton aktiviert, in seiner Wirksamkeit gesteigert wird. Das „aktivierte" Lakton stellt dann den spezifischen Knospenhemmstoff dar.* Es ist bekannt, daß nicht alle ungesättigten Laktone gleich stark hemmend wirken (vgl. z. B. GOODWIN und TAVES 1950). Es ist möglich, daß unter Wuchsstoffeinwirkung ein Cumarinderivat in ein anderes umgewandelt wird. Wie das erfolgt, ist noch unbekannt. Um die Diskussion nicht allzu hypothetischen Charakter annehmen zu lassen, möchte ich sie erst in späteren Veröffentlichungen fortführen. Jedenfalls ist die Möglichkeit einer direkten Bindung Wuchsstoff-Lakton nicht von der Hand zu weisen, obwohl es schwerfällt, eine chemische Bindung von IES mit Cumarin, das in den hier wiedergegebenen Versuchen verwendet wurde, ohne Sprengung des Laktonringes anzunehmen.

Die Möglichkeit einer Bindung zwischen IES und einem anderen (speziell Hemm-)Stoff ist schon von vielen Seiten erwogen worden (Literatur vgl. LARSEN 1951, dort findet sich auch der Hinweis: „The inhibitor-auxin complex . . . might be worth considering from the point of view of dormancy", LARSEN 1951, S. 186). HAAGEN SMIT (zit. THIMANN 1939) wies einen Hemmstoff nach, der aus einer Verbindung von Wuchsstoff mit einem anderen Faktor bestand und bei der Hydrolyse Wuchsstoff ergab.

Die ältere, zunächst auch von SNOW vertretene Ansicht (vgl. LAIBACH 1933), daß der spezifische Knospenhemmstoff nicht direkt unter Wuchsstoffeinwirkung,

sondern durch wuchsstoffinduziertes Wachstum entstünde, ist irrig, wie von SNOW (1937) gezeigt wurde. Es wurde auch in dieser Arbeit gezeigt, daß die IES-induzierte Schwellung (= Wachstum) nicht in direktem kausalen Zusammenhang mit der korrelativen Hemmung steht (S. 290).

Ungeklärt bleibt die Tatsache, daß im Versuch mit Cumarin es nur innerhalb eines bestimmten, physiologischen Konzentrationsbereiches (10^{-8} bis 10^{-7} g/cm^3) zur Bildung des spezifischen Knospenhemmstoffes kommt, während bei höheren Cumarinkonzentrationen die Knospenhemmung geringer ist. — IES muß jedenfalls in einer bestimmten Minimalkonzentration vorliegen, damit der spezifische Knospenhemmstoff gebildet wird. Wird diese Konzentration nicht erreicht, so überwiegen direkte Wuchsstoffwirkungen. Nur so sind jedenfalls die in der Literatur vereinzelt zu findenden Beobachtungen über Förderung der Knospen durch geringe Wuchsstoffkonzentrationen zu erklären, z. B. DOSTÁL 1936, PLCH 1936, FERMAN 1938, SKOOG 1939 (SKOOG bezweifelte aber selbst die Realität der von ihm bebachteten Förderungen), WENT 1939 (WENT gibt allerdings eine andere Erklärung für die von ihm gefundenen Förderungen).

D. Wenden wir uns nun der Frage zu, auf welche Weise der spezifische Hemmstoff die Streckung der Knospe hemmt. Prinzipiell gibt es, wie ich (LIBBERT 1954) ausgeführt habe, 3 Möglichkeiten: 1. Der Hemmstoff greift in ein anderes Glied des Wachstums ein als der Wuchsstoff. 2. Der Hemmstoff unterbindet die Wuchsstoffbildung. 3. Der Hemmstoff ist ein direkter Wuchsstoffantagonist.

Ich habe 1954 gezeigt, daß die erste dieser 3 Möglichkeiten auszuschließen ist, und ausgeführt, daß die dritte die größte Wahrscheinlichkeit besitzt. Nun habe ich in dieser Arbeit die Hypothese ausgesprochen, daß der Korrelationshemmstoff ein ungesättigtes Lakton sei. BONNER (BONNER und BANDURSKI 1952, vgl. auch LARSEN 1947) vertritt jedoch die Ansicht, daß die Cumarine nicht direkte Wuchsstoffantagonisten darstellen, und von THIMANN und BONNER (1949) wurde nachgewiesen, daß die Cumarine über die Hemmung eines SH-Fermentes wirken können. Da ohne Zweifel die Wuchsstoffsynthese ein fermentativer Prozeß ist, könnte die 2. der oben angeführten Erklärungsmöglichkeiten für meine Hypothese an Bedeutung gewinnen.

Der erwähnten Ansicht von BONNER gegenüber hebt jedoch POHL (1952) hervor, daß die Cumarine eine Wirksamkeit als Inhibitoren von SH-Fermenten erst bei Anwendung hoher Konzentrationen entfalten, wenn „das gesamte Plasma mit diesen Wirkstoffen überschwemmt" wird. In geringeren Konzentrationen dagegen soll „zweifellos eine Verdrängung der Wuchsstoffmoleküle von lipoiden Grenzflächen des Plasmalemmas" durch die Cumarine vorliegen (beide Zitate aus POHL 1952, S. 5, Literatur s. dort, z. B. VELDSTRA und HAVINGA 1945). Es ist also durchaus möglich, daß *der spezifische Knospenhemmstoff, ein ungesättigtes Lakton, ein direkter Wuchsstoffantagonist* ist.

E. Für den spezifischen Hemmstoff ist nach SNOW bekanntlich sowohl basi- als auch akropetale Wanderungsrichtung anzunehmen. (Ein Hemmstoff mit basi-

und akropetaler Wanderungsrichtung wurde von STEWART 1939 nachgewiesen, und zwar war die Geschwindigkeit der Hemmstoffleitung der der Wuchsstoffleitung vergleichbar.) Ob die Leitung des spezifischen Hemmstoffes so schnell erfolgt wie die des Wuchsstoffes, ist nicht entschieden, ich möchte es jedoch nicht annehmen. Dann ist jedenfalls die Tatsache zu erklären, daß die korrelative Hemmung in basipetaler Richtung stärker ist als in akropetaler (vgl. etwa SKOOG 1939, SKOOG, BROYER und GROSSENBACHER 1938): Im ersten Falle gelangt der Wuchsstoff in unmittelbare Nähe des gehemmten Organes, und der dort gebildete spezifische Hemmstoff hat nur noch die kurze Wegstrecke bis zu dem gehemmten Organ zurückzulegen; im zweiten Falle muß der spezifische Hemmstoff die ganze Strecke von der Applikationsstelle bis zum gehemmten Teil zurücklegen. (Außerdem kommt bei stärker konzentrierten Pasten, wenn die Hemmung in basipetaler Richtung erfolgt, wahrscheinlich noch eine direkte Hemmung dazu, s. unten.) Auf dieselbe Weise ist zu verstehen, daß in manchen Versuchen direkt unter dem Wuchsstoffproduktionszentrum gelegene Organe weit stärker gehemmt wurden als die auf der gegenüberliegenden Stengelflanke (LOEB 1919). Die von manchen Autoren gefundene Zunahme der Hemmung mit zunehmender Entfernung zwischen Wuchsstoffapplikationsstelle und gehemmtem Organ (SNOW 1931, WENT 1939) läßt sich dahingehend erklären, daß mit zunehmender Entfernung dem Wuchsstoff und dem ungesättigten Lakton eine größere Wegstrecke zur Verfügung steht, entlang der sie miteinander reagieren können.

F. Es muß noch einmal auf die THIMANNsche Hypothese der direkten Hemmung eingegangen werden. Daß eine direkte Hemmung nicht der entscheidende Faktor der korrelativen Hemmung ist, wurde einwandfrei dadurch gezeigt, daß 1. durch basale Organe (die Wurzel), 2. durch die gleichzeitig mit der Wuchsstoffgabe erfolgende Zufuhr eines anderen Stoffes (Cumarin), mit dem gemeinsam der Wuchsstoff die korrelative Hemmung bewirkt, die Hemmung wesentlich verstärkt wird. Wie kommt es aber, daß bei Wegnahme der Wurzel unter Belassung der Sproßspitze die Hemmung zwar verringert, aber nicht völlig aufgehoben wird (Abschnitt 7)? Man kann annehmen, daß in den ersten Tagen nach dem Abschneiden der Wurzel noch genügend „Wurzelfaktor" (Lakton) vorhanden ist, daß später eine der Regeneration einer physiologischen Spitze vergleichbare Synthese des Laktons in der Sproßbasis einsetzt. Eine derartige physiologische Regeneration müßte erst bewiesen werden, und solange dieser Beweis aussteht, halte ich es durchaus für möglich, daß auch die von THIMANN in den Vordergrund gestellte *direkte Hemmung* beteiligt ist. Nur spielt sie nicht die beherrschende Rolle, sondern *ist der indirekten Hemmung sozusagen untergeordnet.*

Während eine indirekte Hemmung schon mit sehr schwachen Wuchsstoffkonzentrationen erreicht wird, sind *höhere Wuchsstoffkonzentrationen erforderlich, damit die direkte Hemmung in den Vordergrund tritt.* So ist verständlich, daß bei Fortfall der indirekten Hemmung (Wegnahme der Wurzel) die Hemmung nur geschwächt, nicht aufgehoben wird. Dieses Verhältnis geht auch aus Versuchen hervor, die ich 1954 veröffentlicht habe (LIBBERT 1954). In diesem Zusammenhang ist die Mitteilung von GAUTHERET (1942) von Interesse, daß an Gewebekulturen eine Hemmung der Sproßanlagen durch IES erst in Konzen-

trationen erreicht wird, die oberhalb der Grenze physiologischer Wuchsstoffwirkungen liegen.

Die THIMANNsche Hypothese fordert eine Änderung der Empfindlichkeit des gehemmten Organs gegen das hemmende Agens gegenüber ungehemmten Organen. Daß solche Änderungen experimentell erreicht werden können, wurde in dieser Arbeit gezeigt (S. 309). Wie sie (als Sekundärprozeß) zustande kommen können, habe ich 1954 besprochen und auf S. 310 dieser Arbeit kurz erwähnt.

G. Zum Schluß sei noch einmal auf die Bedeutung knospeneigener Faktoren für das Knospentreiben hingewiesen, die im Abschnitt 7 diskutiert wurde.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. An „isolierten Knoten", die auf Glucoselösung gezogen werden, kann korrelative Knospenhemmung erst durch stärkere IES-Lösungen erreicht werden.

2. Durch Vorhandensein der Kotyledonen wird das Knospentreiben beschleunigt, die korrelative Hemmung aber nicht beeinflußt.

3. Durch Vorhandensein der Wurzel wird das Knospentreiben beschleunigt und die korrelative Hemmung verstärkt.

4. Durch Zufuhr schwacher Cumarinlösungen (10^{-8} bis 10^{-7} g/cm^3) wird die korrelative Knospenhemmung an „isolierten Knoten" und an Kotyledonen enthaltenden Pflanzenteilen wesentlich verstärkt; dagegen nicht an Wurzeln enthaltenden Pflanzenteilen.

5. Stärkere Cumarinlösungen verstärken die korrelative Hemmung nicht.

6. Die Stärke der Hemmung von Knospen durch Cumarin nimmt eine Mittelstellung ein zwischen der Stärke der Keimungshemmung ruhender Samen und der Stärke der Wurzelwachstumshemmung durch Cumarin. Die Hemmung verstärkt sich mit zunehmendem Alter der Knospen.

7. Aus *Pisum*wurzeln und -sprossen lassen sich mit Äther Hemmstoffe extrahieren, die keimungshemmend wirken.

8. Nach dem Abschneiden der Wurzel nimmt der Hemmstoffgehalt der Sprosse ab.

9. Nach der Dekapitation nimmt der Gesamthemmstoffgehalt der Sprosse zu, das ist auf das Auftreten eines sauren Hemmstoffes unter Einfluß der Verletzung zurückzuführen.

10. Bei Ausschaltung der Wundwirkung nimmt nach einer Dekapitation die Hemmstoffwirksamkeit der Sproßextrakte ab.

11. Der in seiner Wirksamkeit nach einer Dekapitation abnehmende Hemmstoff ist keine Säure. Er scheint mit dem hypothetischen SNOWschen Korrelationshemmstoff identisch zu sein.

12. Bei Zufuhr von IES-Lösung zu dekapitierten Pflanzen nimmt die Hemmstoffwirksamkeit der aus ihnen gewonnenen Extrakte wieder zu.

13. Abschneiden der Wurzel unter Belassung der Sproßspitze bewirkt ein Nachlassen der korrelativen Hemmung, und zwar stärker bei unteren als bei oberen Knospen, während nach einer Dekapitation obere Knospen gegenüber unteren im Vorteil sind.

14. Die Reihenfolge des Austreibens verschiedener Achselknospen nach einer Dekapitation hängt weitgehend von der „endogenen Treibwilligkeit" der Knospen ab. Diese nimmt in der Regel mit zunehmendem Alter der Knospe ab und läßt sich unter Umständen experimentell beeinflussen.

15. Es wird die Hypothese vertreten, daß die Wurzel an den Sproß ein ungesättigtes Lakton abgibt, das unter Wuchsstoffeinwirkung aktiviert wird. Das aktivierte Lakton stellt dann den spezifischen Knospenhemmstoff dar.

Für ihr Interesse an dieser Arbeit sage ich Frau Prof. Dr. Voderberg meinen herzlichen Dank. Für die Hilfe bei der Durchführung der Versuche danke ich Frl. Rummler und Frl. Tiebel.

Literatur.

Audus: New Phytologist **47**, 196 (1948). — Audus and Shipton: Physiol. Plantarum **5**, 430 (1952). — Bonner and Bandurski: Annual Rev. Plant Physiol. **3**, 59 (1952). — Borriss: Z. Bot. **38**, 337 (1943). — Boysen Jensen: Planta (Berl.) **31**, 653 (1941). — Child: Amer. J. Bot. **8**, 286 (1921). — Dostál: Acta Soc. Sci. Nat. Moravicae **3**, 83 (1926). — Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, 418 (1936). — Planta (Berl.) **26**, 210 (1937). — Acta Soc. Sci. Nat. Moravicae **13**, Nr 5 (1941). — Drawert: Planta (Berl.) **37**, 1 (1949). — Ferman: Rec. Trav. bot. néerl. **35**, 177 (1938). — Gautheret: Bull. Soc. Chim. biol. Paris **24**, 13 (1942). — Goodwin and Kavanagh: Bull. Torrey Bot. Club **75**, 1 (1948); **76**, 255 (1949). — Arch. of Biochem. **27**, 152 (1950). — Goodwin and Taves: Amer. J. Bot. **37**, 224 (1950). — Gunckel, Thimann and Whetmore: Amer. J. Bot. **36**, 309 (1949). — v. Guttenberg: Fortschr. Bot. **15**, 377 (1954) — Hosemann: Die Grundlagen der statistischen Methoden usw. Stuttgart 1949. — Kuhn, Jerchel, Moewus, Möller u. Lettré: Naturwiss. **31**, 468 (1943). — Laibach: Ber. dtsch. bot. Ges. **51**, 336 (1933). — Larsen: Amer. J. Bot. **34**, 349 (1947). — Annual Rev. Plant Physiol. **2**, 169 (1951). — Le Fanu: New Phytologist **35**, 205 (1936). — Libbert: Planta (Berl.) **41**, 396 (1953). — Flora, **141**, 269 (1954). — Loeb: J. Gen. Physiol. **1**, 337 (1919). — Marth: Proc. Amer. Soc. Horticult. Sci. **42**, 620 (1943). — Miller and Skoog: Amer. J. Bot. **40**, 768 (1953). — Mogk: Arch. Entw.mechan. **38**, 584 (1914). — Nutile: Plant Physiol. **20**, 433 (1945). — Van Overbeek: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **23**, 272 (1937). — Bot. Gaz. **100**, 133 (1938). — Pätau: Biol. Zbl. **63**, 152 (1943). — Plch: Beih. bot. Zbl. A **55**, 358 (1936). — Pohl: Naturwiss. **39**, 1 (1952). — Roberts and Link: Industr. Engng. Chem., Analyt. Edit. **9**, 438 (1937). — Sigmund: Biochem. Z. **62**, 339 (1914). — Skoog: Amer. J. Bot. **26**, 702 (1939); **31**, 19 (1944). — Annual Rev. Biochem. **16**, 529 (1947). — Skoog, Broyer and Grossenbacher: Amer. J. Bot. **25**, 749 (1938). — Snow: New Phytologist **28**, 345 (1929); **35**, 292; (1936); **36**, 23 (1937); **37**, 173 (1938); **38**, 210 (1939b); **39**, 177 (1940). — Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **108**, 209 (1931). — Nature (Lond.) **144**, 906 (1939a). — Söding,: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart 1952. — Späth: Ber. dtsch. chem. Ges. A **70**, 83 (1937). — Stewart: Bot. Gaz. **101**, 91 (1939). — Thimann: Amer. J. Bot. **24**, 407 (1937). — Biol. Rev. **14**, 314 (1939). — Thimann and Bonner: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **35**, 272 (1949). — Veldstra and Havinga: Enzymologia (Den Haag) **11**, 373 (1945). — Weiskopf: Biol. Spisy Vysoké Skoly Zverol. Brno **6**, Nr 4 (1927), tschech. mit franz. Zusammenfassung. — Went: Biol. Zbl. **56**, 449 (1936). — Plant Physiol. **13**, 55 (1938a). — Amer. J. Bot. **25**, 44 (1938b); **26**, 109 (1939).

Dr. habil. Eike Libbert, Berlin N 4, Invalidenstr. 42.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Gegenstromverteilung

Von Privatdozent Dr. **H. M. Rauen** und Dr. **W. Stamm.**

(Anleitungen für die chemische Laboratoriumspraxis, Bd. VI.) Mit 65 Abbildungen. VII, 81 Seiten Gr.-8°. 1953. Steif geheftet DM 12.80

Aus den Besprechungen: Die Gegenstromverteilung ist für den Chemiker, aber auch für den Biologen ein sehr günstiges Trennungsverfahren, das weitgehende Anwendung verdient. Die Autoren vermitteln die theoretischen Grundlagen, die ohne weiteres gestatten, auch den besonders schwierigen Fall richtig zu errechnen. Die Leistungsfähigkeit der Methode ist beleuchtet und dann besonders an ausgewählten Anwendungsbeispielen durchgangen. Vielseitige Literaturangaben ergänzen den wertvollen Lehrgang.

„Chemische Rundschau"

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Fortschritte der Chemie organischer Naturstoffe

Progress in the Chemistry of Organic Natural Products

Progrès dans la chimie des substances organiques naturelles

Herausgegeben von Edited by Rédigé par

L. Zechmeister

California Institute of Technology, Pasadena, California

Zuletzt erschien:

Band XI

Mit 67 Abbildungen. VIII, 457 Seiten Gr.-8°. 1954.

DM 71.80; Ganzleinen DM 74.80

Inhaltsverzeichnis: **Peat, S.** Starch: Its Constitution, Enzymic Synthesis and Degradation. — **Freudenberg, K.** Neuere Ergebnisse auf dem Gebiete des Lignins und der Verholzung. — **Inhoffen, H. H.** und **K. Brückner.** Probleme und neuere Ergebnisse in der Vitamin D-Chemie. — **Schmid, H.** Natürlich vorkommende Chromone. **Pauling, L.** and **R. B. Corey.** The Configuration of Polypeptide Chains in Proteins. — **Schroeder, W. A.** Column Chromatography in the Study of the Structure of Peptides and Proteins. — **Lemberg, R.** Porphyrins in Nature. — **Albert, A.** The Pteridines. — Literatur-, Namen- und Sachverzeichnis.

Früher erschienen:

Band IX

Mit 20 Abbildungen. XI, 535 Seiten Gr.-8°. 1952.

DM 79.—; Ganzleinen DM 82.50

Inhaltsverzeichnis: **Inhoffen, H. H.** und **H. Siemer.** Synthetische Chemie der Carotinoide. — **Baxter, J. G.** Synthesis and Properties of Vitamin A and Some Related Compounds. — **Meunier, P.** Les Antivitamines. — **Stoll, A.** Recent Investigations on Ergot Alkaloids. — **Tomita, M.** Die Alkaloide der Menispermaceae-Pflanzen. — **Dean, F. M.** Naturally Occurring Coumarins. — **Borsook, H.** The Biosynthesis of Proteins and Peptides, including Isotopic Tracer Studies. — **Kalckar, H. M.** The Enzymes of Nucleoside Metabolism. — **McNutt, W. S.** Nucleosides and Nucleotides as Growth Substances for Microorganisms. — **Campbell, D. H.** and **N. Bulman.** Some Current Concepts of the Chemical Nature of Antigens and Antibodies.

Band X

Mit 19 Abbildungen. IX, 529 Seiten Gr.-8°. 1953.

DM 80.—; Ganzleinen DM 83.—

Inhaltsverzeichnis: **Alder, K.** und **Marianne Schumacher.** Anwendungen der Dien-Synthese für die Erforschung von Naturstoffen. — **Mark, H.** Physical Chemistry of Rubbers. — **Asselineau, J.** et **E. Lederer.** Chimie des lipides bactériens. — **Rosenkranz, G.** and **F. Sondheimer.** Syntheses of Cortisone. — **Chatterjee, A.** Rauwolfia Alkaloids. — **Feinstein, L.** and **M. Jacobson.** Insecticides Occurring in Higher Plants.

SPRINGER-VERLAG / WIEN

Diesem Heft liegen zwei Prospekte des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.